

Annales
de
zoologie
écologie animale

inra

AZEA6.4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

149, rue de Grenelle, 75007 PARIS Tél. : 551-41-09.

Directeur général : J.-M. SOUPAULT

Directeur général adjoint : J. POLY

Inspecteurs généraux : E. BILIOTTI, P. BOUVAREL, A. CAUDERON,
G. FAUCONNEAU, R. FÉVRIER, P. MORNET, R. PÉRO, J. REBISCHUNG

Rédaction des Annales

Pour l'ensemble des Séries : J. POLY

Annales agronomiques.

- J. CHAUSSIDON, Chef du Département de Science du Sol, C. N. R. A.
- L. GACHON, Chef du Département d'Agronomie, 63100 Clermont-Ferrand.
- M. HALLAIRE, Chef du Département de Bioclimatologie, C. N. R. A.

Annales de l'Amélioration des Plantes.

- M. RIVES, Chef du Département de Génétique et d'Amélioration des Plantes, 33140 Pont de la Maye.

Annales de Phytopathologie.

- J. PONCHET, Chef du Département de Pathologie végétale, 06602 Antibes.

Annales de Zoologie - Écologie animale.

- E. BIBLIOTTI, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales de Zootechnie.

- A.-M. LEROY, Professeur honoraire à l'Institut national agronomique.
- A. RÉRAT, Chef du Département de Nutrition, C. N. R. Z.

Annales de Technologie agricole.

- P. DUPUY, Chef du Département de Technologie des Produits végétaux, 21034 Dijon Cedex.
- A. GUILBOT, Directeur de la Station de Biochimie et Physico-Chimie des Céréales et de leurs Dérivés C. E. R. D. I. A., Le Noyer-Lambert, 91300 Massy.
- B. L. DUMONT, Directeur du Laboratoire de Recherches sur la viande, C. N. R. Z.

Annales de Biologie animale, Biochimie, Biophysique.

- G. FAUCONNEAU, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- A. FRANÇOIS, Directeur de Recherche à l'I. N. R. A., Directeur du Centre national de Coordination des Études et Recherches sur la Nutrition et l'Alimentation.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.

Annales des Sciences forestières.

- P. BOUVAREL, Inspecteur général de la Recherche agronomique, Chef du Département de Recherches forestières, C. N. R. F.
- J.-P. CHESNEAU, École nationale du Génie rural, des Eaux et des Forêts, 54000 Nancy.
- J. PARDÉ, Directeur de la Station de Sylviculture et de Production, C. N. R. F.

Annales de Génétique et de Sélection animale.

- P. MÉRAT, Directeur de la Station de Génétique factorielle, C. N. R. Z.
- B. VISSAC, Chef du Département de Génétique animale, C. N. R. Z.

Apidologie (Revue franco-allemande, co-édition I. N. R. A.-Deutscher-Imkerbund).

- J. LOUYEAUX, Directeur de la Station de Recherches sur l'Abeille et les Insectes sociaux, 91440 Bures sur Yvette.

Annales de Recherches vétérinaires.

- P. MORNET, Inspecteur général de la Recherche agronomique.

Annales d'Hydrobiologie.

- R. FÉVRIER, Inspecteur général de la Recherche agronomique.
- C. THIBAUT, Chef du Département de Physiologie animale, C. N. R. Z.
- R. VIBERT, Chef du Département d'Hydrobiologie, 64200 Biarritz.

ADMINISTRATION ET SECRÉTARIAT DE LA RÉDACTION

Service des Publications de l'I. N. R. A., route de Saint-Cyr, 70800 VERSAILLES, Tél. : 950-75-22

ANNALES DE ZOOLOGIE-ECOLOGIE ANIMALE

VOL. 6 N°. 4 1974

Nom de l'emprunteur

Emprunté le

remis le

annales
de
zoologie
écologie animale

Trimestriel

1974

Vol. 6 . N° 4

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

Reproduction, même partielle, interdite sans autorisation des auteurs
et de l'Institut national de la Recherche agronomique
à l'exception des résumés

ÉTUDE D'UN RYTHME CIRCADIENT
DU COMPORTEMENT DE PRÉNYMPHOSE
CHEZ *CERATITIS CAPITATA* WIEDEMANN
(DIPTÈRE TRYPETIDAE)

R. CAUSSE

avec la collaboration technique de J. BARTHES

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Le comportement de prénymphe des larves de *C. capitata*, qui se traduit par une série de sauts, présente un rythme circadien directement lié au cycle d'éclairement. Aussi bien en conditions nycthémérales naturelles qu'en cycle d'éclairement voisin de 12 : 12 à température constante, ce comportement se manifeste pendant une durée de 3 à 4 heures, comprenant les dernières heures d'obscurité et la première heure de lumière. En cycle d'éclairement variable ce rythme est caractérisé par le fait, qu'il y a à la fois un maximum d'activité situé généralement 10 à 13 heures après le début de l'obscurité, et une deuxième activité induite par la première heure de lumière.

Ce rythme est endogène et il conserve sa périodicité de 24 heures en condition constante d'obscurité, si les larves ont été élevées en LD, ou ont simplement été soumises à l'action d'un stimulus synchronisateur en fin de développement. Ce rythme circadien se manifeste encore si les conditions constantes de lumière ou d'obscurité sont maintenues depuis la ponte, mais il présente une amplitude très faible. Un seul passage lumière-obscurité augmente l'amplitude du rythme d'autant plus que ce passage est fait tardivement au cours de la vie larvaire.

I. — INTRODUCTION

Nos premiers travaux concernant l'influence du rythme nycthéméral sur le comportement de *Ceratitis capitata* avaient porté sur les adultes. Nous avons pu mettre en évidence une relation remarquablement précise entre le rythme nycthéméral et l'activité sexuelle (CAUSSE, 1966, 1967).

Nous présentons ici les résultats obtenus dans l'étude de l'influence du rythme nycthéméral sur un comportement larvaire très particulier qui se situe juste avant

la nymphose. Ce curieux comportement de prénymphose est un saut ou une série de sauts qui, dans la nature, permettent à la larve de quitter le fruit dans lequel elle s'est développée et trouver un endroit où elle puisse s'enfouir pour la nymphose. Chacun de ces sauts peut atteindre quelques dizaines de centimètres. Il a été signalé par plusieurs auteurs (BACK et PEMBERTON, 1918, HANNA, 1947, etc.) et se retrouve chez d'autres *Trypetidae* (CHRISTENSON et FOOTE, 1960).

Au laboratoire les larves sont élevées sur milieu artificiel. A la fin de leur développement, on les voit monter à la surface du milieu. Elles s'arc-boutent alors sur elles-mêmes en agrippant leurs stigmates postérieurs au moyen de leurs crochets mandibulaires, puis une brusque détente les projette au loin dans une direction quelconque.

Notre longue expérience de l'élevage de *C. capitata* nous avait montré que le déclenchement du saut de prénymphose dans une population pouvait être favorisé par certains facteurs. Dans les élevages conduits en rythme nycthéral apparaissait une périodicité de ce saut dont l'étude nous paraissait devoir être intéressante d'une part sur le plan fondamental, d'autre part en raison des conséquences qui pouvaient en résulter dans l'amélioration de la conduite d'un élevage (notamment lorsque l'on désire pouvoir récolter dans un temps court le maximum de larves en fin du troisième stade). Ce rythme n'a été signalé que par MYBURGH (1963) qui le désigne sous le nom d'émergence larvaire et ne l'a observé qu'en conditions naturelles d'éclairement et de température. La thermopériode est à son avis le synchronisateur principal de ce rythme ; par contre le fait que le saut des larves commence à l'obscurité en condition naturelle, ainsi que celui de ne pas avoir induit la sortie des larves par passage des fruits de l'obscurité à la lumière à température constante lui font conclure que *la lumière ne joue pas un rôle direct en ce qui concerne la périodicité d'émergence des larves*. Le travail que nous exposons ici va montrer au contraire que le rythme d'émergence des larves est directement lié au rythme photopériodique.

II. — MATÉRIEL, D'ÉTUDE ET MÉTHODES DE TRAVAIL

Les insectes utilisés proviennent de l'élevage permanent sur milieu artificiel maintenu à la Station de Montfavet à une température constante de 25-26°C ; une humidité relative de 70 à 80 p. 100, et sous une photopériode de 12 heures.

Afin de pouvoir recueillir les larves après leur saut heure par heure, nous avons été amenés à mettre au point un dispositif automatique, analogue à un collecteur de fraction. Les milieux d'élevage sont disposés sur des perchoirs dans un petit placard à parois transparentes, terminé à sa partie inférieure par un tronc de pyramide renversé ; ceci permet de récolter les larves dans des boîtes en carton contenant un peu de sable, disposées sur un plateau circulaire tournant. Ce plateau, actionné à la fois par un petit programmeur à cames et par une série d'ergots agissants sur un minirupteur, effectue $1/24$ de tour toutes les heures en 1 minute environ (fig. 1). Le sable est ensuite tamisé et tous les lots de pupes sont comptés, soit directement lorsque les quantités sont faibles, soit par pesée pour de fortes quantités.

Ce dispositif est lui-même placé dans une petite pièce climatisée où l'on peut faire varier à volonté la photopériode. Les différentes expériences sont effectuées chaque fois avec 8 boîtes de milieu artificiel sur lequel sont déposés 8 fois 4 500 œufs, soit environ 36 000 œufs qui vont donner en moyenne 27 000 pupes avec un rendement de 75 p. 100 (1).

(1) Les œufs préalablement recueillis dans l'eau sont comptés volumétriquement au moyen d'une pipette jaugée de 5 ml. La masse des œufs produits par l'élevage est aspirée avec quelques ml d'eau ; on laisse décanter quelques secondes ; le culot est libéré goutte à goutte, chaque goutte contenant 1 500 œufs à 30 unités près pour le modèle de pipette utilisé (fig. 2).

A la température de 26°C l'évolution larvaire dure 8 jours ; au huitième jour, les boîtes de milieu sont transférées dans le dispositif précédemment décrit, et les observations durent généralement une semaine, du huitième au quatorzième jour (intervalle de temps qui s'écoule entre le moment où les premières larves et les dernières sortent du milieu).

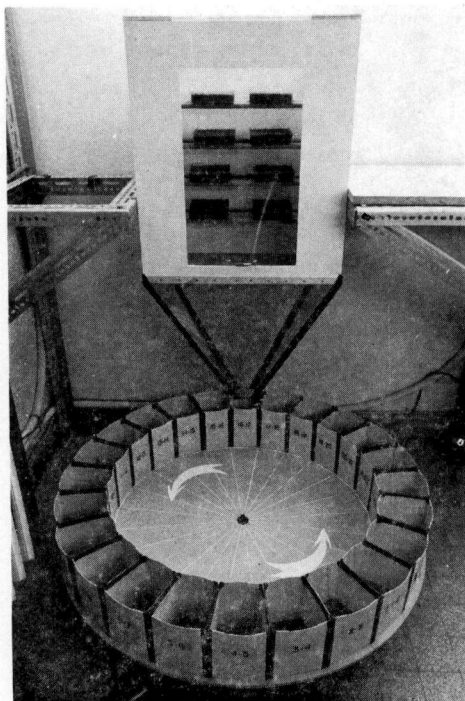


FIG. 1. — Dispositif automatique servant à recueillir les larves après leur saut

III. — MISE EN ÉVIDENCE D'UN RYTHME LIÉ A LA PHOTOPÉRIODE

Avant de préciser les résultats obtenus nous pensons utile de préciser le vocabulaire employé. Les études de rythmes en biologie ont connu un développement particulier depuis quelques années avec une anarchie de vocabulaire qui gêne encore les chercheurs. L'effort de mise au point de DUMORTIER (1970) nous a été utile, c'est ainsi que nous éviterons l'emploi d'expressions telles que « phase lumineuse » ou « période lumineuse ». Nous continuerons cependant d'utiliser l'expression de « photopériode », qui, bien que critiquable, est d'usage courant pour marquer une alternance lumière-obscurité (il s'agit en réalité d'un cycle, et non d'une période).

Le cycle d'éclairement sera caractérisé par le rapport LD où L (de Light en anglais) exprime le temps de lumière et D (de Dark en anglais) exprime le temps d'obscurité. L'éclairement continu s'écrit LL et l'obscurité continue DD.

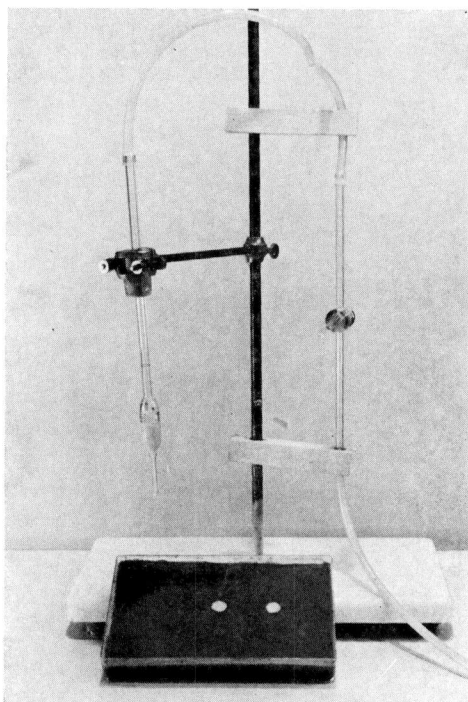


FIG. 2. — Dispositif utilisé pour le comptage des œufs

A. — Action d'une photopériode artificielle 12 : 12

Si l'on soumet les larves à l'action d'un cycle d'éclairement en lumière artificielle de 12 : 12 depuis le début de leur développement, nous voyons qu'il y a un rythme journalier très net lié à la photopériode. Ces résultats apparaissent sur le graphique de la figure 3 A où sont portés, en abscisse le temps et en ordonnée le nombre d'individus obtenus par heure. Cette présentation sera reprise dans tous les autres graphiques. Elle permet de transformer ce comportement en quantité d'activité, représentée graphiquement en deux dimensions (amplitude-temps).

On peut voir ainsi que le saut n'est pas simplement déclenché par le passage de l'obscurité à la lumière car le maximum de sorties se situe à la fin du temps d'obscurité. Plus précisément ce maximum d'activité s'étend sur un laps de temps de 3 heures, comprenant les deux dernières heures d'obscurité suivies de la première heure d'éclairement. On peut pratiquement dire que le saut de la quasi-totalité des larves s'effectue tous les jours dans cet intervalle de temps, car il touche 90 p. 100 environ de la population.

Cette photopériode agit-elle au moment de la nymphose, ou doit-elle être présente pendant toute la durée de la vie larvaire ? Afin de préciser ce point, tout en gardant notre cycle LD 12 : 12, nous avons élevé les larves sous différentes conditions : soit en éclairage continu LL ; soit en obscurité continue DD ; soit élevées tout d'abord en condition constante LL ou DD puis placées seulement 1 ou 2 jours avant la nymphose en LD 12 : 12, ou encore élevées en cycle 18 : 6.

Dans tous les cas, on constate que ces différentes conditions d'élevage ne modifient pas l'allure du phénomène, qui se manifeste exactement de la même façon que dans l'exemple précédent (fig. 3 B, C, D).

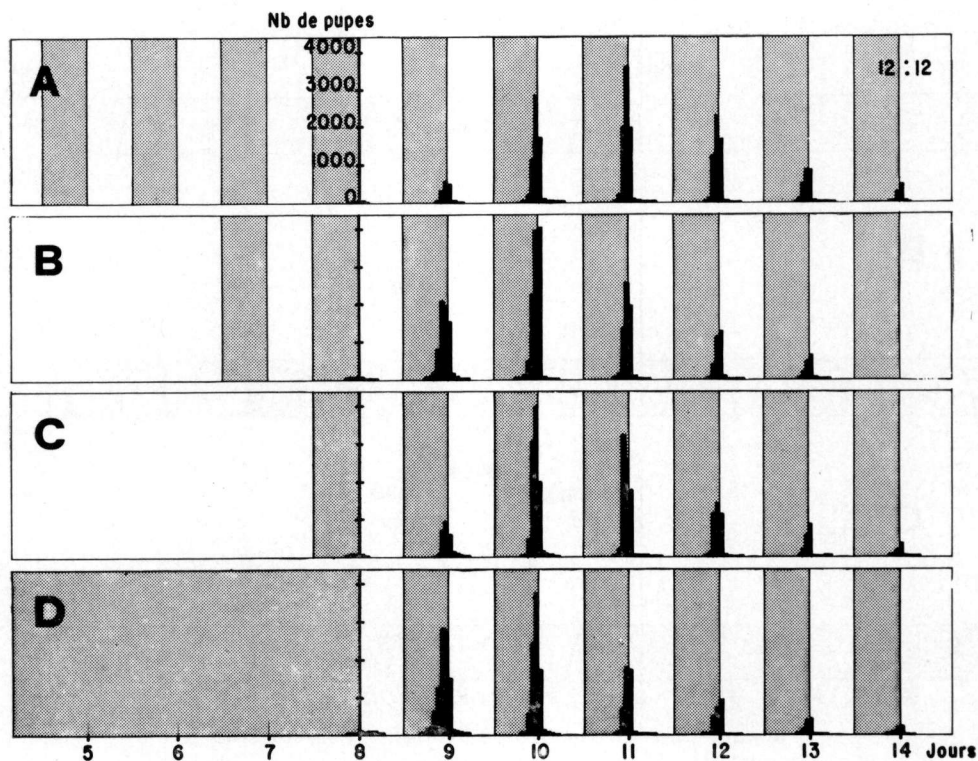


FIG. 3. — Rythme d'activité en cycle d'éclairement LD 12 : 12

- A : Élevage des larves en LD 12 : 12 depuis leur éclosion
 B : Élevage des larves en LL jusqu'au septième jour
 C : Élevage des larves en LL jusqu'au huitième jour
 D : Élevage des larves en DD depuis leur éclosion

Nota : Dans cette figure, comme dans celles qui suivent le temps d'obscurité est représenté en gris

B. — Action de la photopériode naturelle

Quelques expériences ont été effectuées en lumière naturelle au laboratoire, c'est-à-dire en plaçant notre dispositif derrière une fenêtre orientée vers le nord.

L'éclairement maximum a atteint 250 à 260 lux entre 12 h et 13 h et, de plus, les contrôles ayant été faits au mois de mars et au mois de mai, nous étions très près d'un cycle moyen de 12 : 12 et de 15 : 9.

Nous avons schématisé ces photopériodes moyennes en tenant compte du passage progressif lumière-obscurité sur les graphiques de la fig. 4.

Nous voyons que les résultats sont identiques aux précédents et que le phénomène, tant au point de vue intensité qu'au point de vue périodicité, est le même en lumière naturelle qu'en lumière artificielle d'égale durée, quelles que soient par ailleurs les conditions d'élevage larvaire.

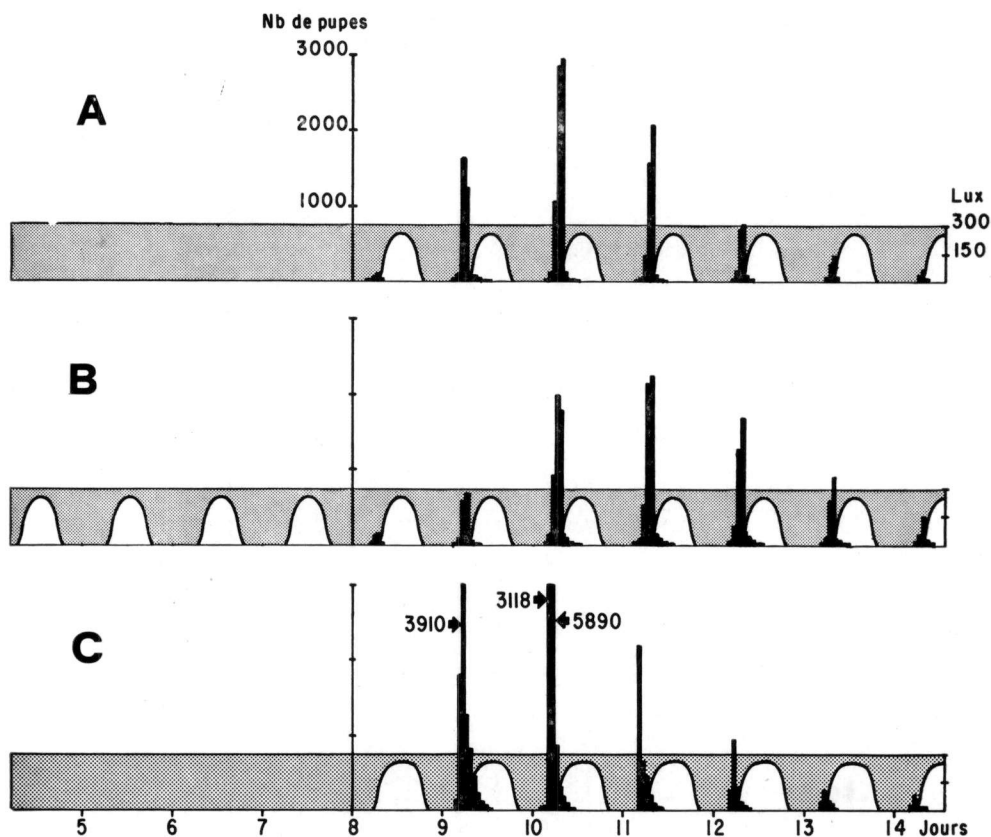


FIG. 4. — Rythme d'activité en conditions nyctémérales naturelles

A, B : Expériences faites au mois de mars avec un temps d'éclairement voisin de 12 heures ;
C : Expérience faite au mois de mai avec un temps d'éclairement voisin de 15 heures.

IV. — ÉTUDE DU RYTHME EN PHOTOPÉRIODE ARTIFICIELLE DE DURÉE VARIABLE

Nous avons fait varier les conditions photopériodiques dans des limites très larges, allant de LD 1 : 23 à LD 23 : 1 de 3 heures en 3 heures, tout en restant dans un cycle complet de 24 heures.

Les résultats sont représentés sur la figure 5. Dans tous les cas l'élevage larvaire a été conduit en obscurité continue puisque nous avons vu qu'il n'était pas nécessaire de placer préalablement les insectes en condition rythmique.

On constate dans tous les cas, sauf peut-être pour le cycle LD 1 : 23 qui est un cas limite avec 1 seule heure de lumière que ce comportement de saut présente un rythme de 24 heures.

Dans les cas où la durée de l'éclairement est courte, le temps pendant lequel les larves quittent leur milieu est plus étalé ; il se situe en totalité pendant l'obscurité et semble être interrompu par l'éclairement.

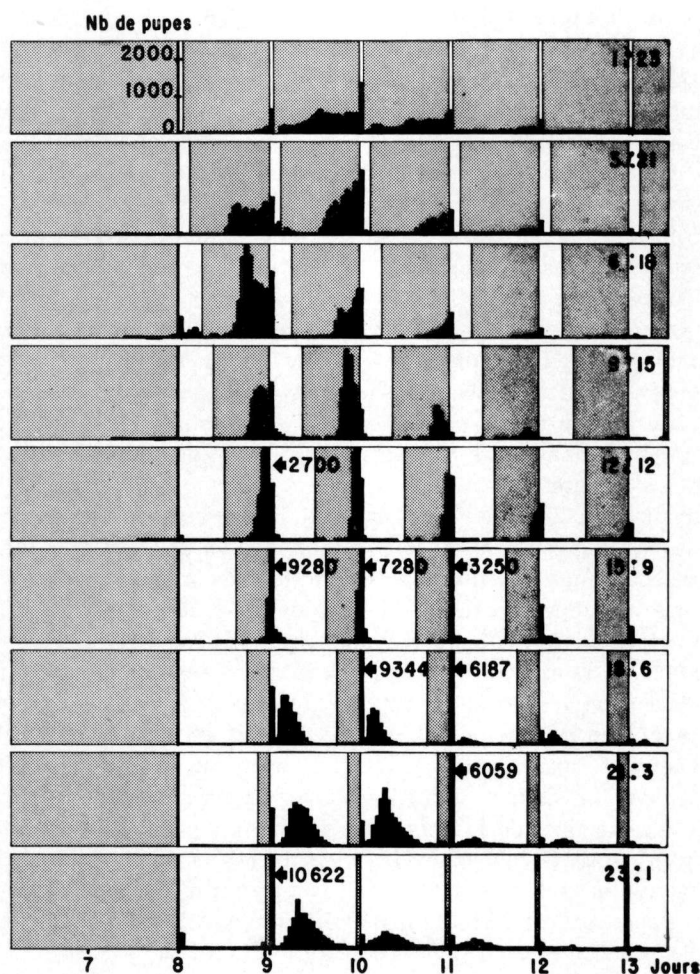


FIG. 5. — Rythmes d'activité sous différents cycles d'éclairement allant de LD 1 : 23 à LD 23 : 1

Nota : Lorsque les nombres de larves sautant en 1 heure dépassent l'échelle des ordonnées ces derniers sont indiqués directement sur les graphiques

Pour des cycles allant de 9 : 15 à 15 : 9, la durée du comportement de prénymphe est plus réduite et chevauche la fin du temps d'obscurité et le début de celui de l'éclairement. C'est le cas étudié précédemment en LD 12 : 12, et le phénomène est encore plus caractéristique en LD 15 : 9. Dans ce dernier exemple d'ailleurs, ce comportement de prénymphe est si réduit dans le temps qu'il se limite pratiquement tous les jours à 1 heure correspondant à la première heure du temps d'éclairement.

Enfin pour des temps de lumière longs, le phénomène présente à nouveau une allure plus étalée, mais dans ce cas toutes les larves se nymphosent durant l'éclairement.

Au vu de ces résultats nous pensons qu'il faut tenir compte de deux phénomènes. Il y a d'une part, le comportement proprement dit, qui présente un rythme de

24 heures et se traduit graphiquement par des courbes en cloche plus ou moins étalées. On s'aperçoit déjà ici que l'activité maximale se situe généralement 10 à 13 heures après le passage lumière/obscurité (la plupart des expériences ultérieures contribueront à renforcer la mise en évidence de ce dernier point). Ainsi en passant de temps de lumière courts aux temps longs, ceci se traduit sur le graphique par une translation latérale vers la droite, correspondant au décalage de cette activité, qui finit par se manifester pendant l'éclairement.

D'autre part, il y a une autre phase active de sortie des larves qui est stimulée cette fois par l'apparition de la lumière, et se situe donc pendant la première heure du temps d'éclairement.

C'est ainsi que par suite du décalage précédent en fonction des différents cycles LD, les maximums d'activité dus aux rythmes journaliers vont dans certains cas venir se superposer à cette deuxième activité provoquée par l'apparition de la lumière.

C'est ce qui doit se passer pour des cycles LD compris entre 12 : 12 et 16 : 8, et qui est représenté dans notre cas par le cycle 15 : 9 où toute l'activité s'effectue pratiquement en 1 heure.

On pourrait aussi dire que l'apparition de la lumière, stimule d'autant plus le saut de ces larves que celles-ci, du fait de leur rythme propre (imposé par telle ou telle photopériode), auraient eu tendance à sauter à ce moment précis. Notre expérience effectuée en lumière naturelle la semaine du 5 au 10 mai, c'est-à-dire avec un cycle très voisin de 15 : 9, confirme aussi ces résultats, nous observons une forte activité pendant un temps très court, qui se situe au tout début du jour.

Un résultat comparable est obtenu par TAYLOR (1969) chez *Anopheles farauti* LAVERAN à propos du rythme de vol. Cet insecte surtout actif à l'obscurité présente trois pics d'activité, un au passage LD, un autre au passage DL et enfin un troisième situé 11 à 13 heures après le passage LD. Si le temps de lumière de la photopériode a une valeur de 11 à 13 heures environ il constate que le deuxième et le troisième pics d'activité coïncident. L'auteur après avoir déterminé quelles étaient les zones géographiques dont la latitude correspondait à une telle durée du jour au solstice d'été s'aperçoit que de telles régions allant de 0° à 20° de latitude sont effectivement celles colonisées à l'heure actuelle par ce diptère.

V. — ÉTUDE DU COMPORTEMENT DE PRÉNYMPHOSE EN CONDITION CONSTANTE DE LUMIÈRE OU D'OBSCURITÉ

Inversement, si nous effectuons nos élevages sous une LD 12 : 12 par exemple, pour passer ensuite en condition de lumière ou d'obscurité continue, nous constatons que le rythme se maintient encore de façon plus ou moins bien caractérisée, jusqu'à la fin de l'évolution larvaire.

A. — Éclairement continu après élevage larvaire soumis à un cycle LD

Dans le cas d'un éclairage continu lorsque le cycle 12 : 12 est interrompu, soit le huitième ou le neuvième jour (fig. 6 A, B), le rythme journalier se maintient par la suite. La période est toujours voisine de 24 heures en moyenne mais peut

subir des écarts de 1 ou 2 heures. Par contre, les variations d'amplitude sont moins nettes et ces oscillations s'amortissent très vite ; la différence apparaît très nettement sur le graphique 6 B où le phénomène était déjà amorcé en LD 12 : 12.

Selon les suggestions d'HALBERG (1958) nous pouvons donc parler de rythme circadien, ce terme selon cet auteur, désignant un rythme ayant une période d'environ un jour, pouvant aller plus exactement de 20 à 28 heures.

B. — *Obscurité continue après élevage larvaire soumis à un cycle LD*

Par contre lorsque l'élevage est effectué en LD 12 : 12 suivi de l'obscurité continue (fig. 6 C), la persistance du rythme est beaucoup plus caractéristique. Les différences d'amplitude sont plus marquées et la période est pratiquement égale à 24 heures.

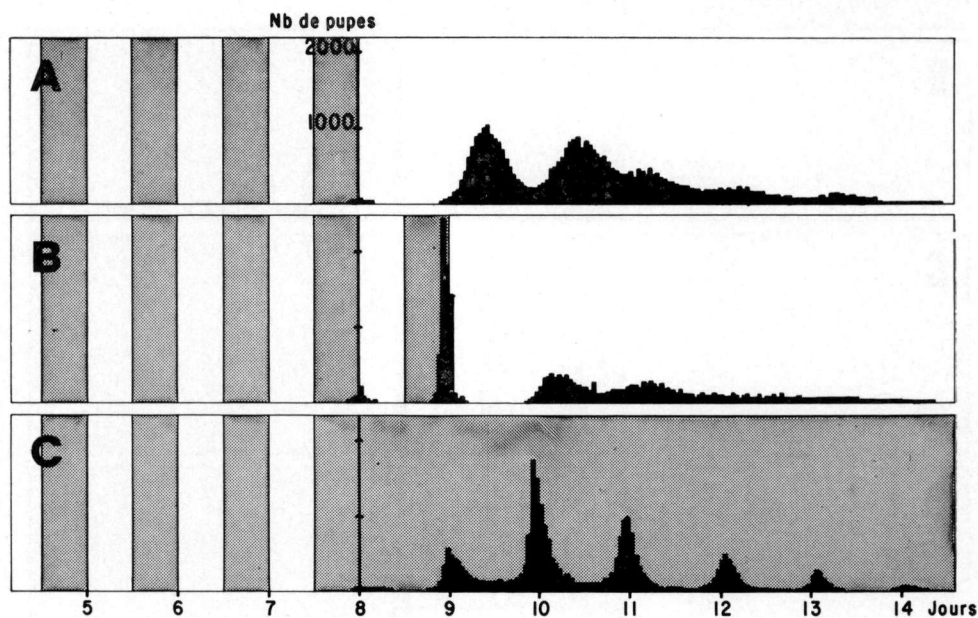


FIG. 6. — Rythmes d'activité en condition constante de lumière ou d'obscurité à partir du huitième jour

L'élevage larvaire du premier au huitième jour a été effectué dans tous les cas en LD 12 : 12

Si l'on applique la terminologie de BUNNING (1964), à l'exemple précédent, nous sommes en présence d'un rythme auto-entretenu donc endogène. En effet BUNNING qualifie d'endogènes, non seulement les rythmes qui apparaissent spontanément mais aussi ceux qui ont besoin d'une impulsion initiale. BAILLAUD (1971) semble approuver pleinement cette notion, mais déclare néanmoins que tous les auteurs ne sont pas d'accord avec ce concept large.

C. — *Éclairement ou obscurité continus après élevage larvaire en condition inverse*

Par analogie avec les expériences précédentes si nous soumettons cette fois les larves, non plus à une alternance LD, mais à un seul passage DL ou LD par exemple qui joue le rôle de « signal synchronisateur » (DUMORTIER, 1970), le rythme

se manifeste encore et les résultats apparaissent sur les graphiques A et B de la figure 7. Ces deux résultats sont d'ailleurs très différents, et comme précédemment le rythme est beaucoup moins net lorsque les larves sautent en lumière constante ; la périodicité est voisine de 24 heures mais les différences d'amplitude sont très peu marquées et s'amortissent assez vite.

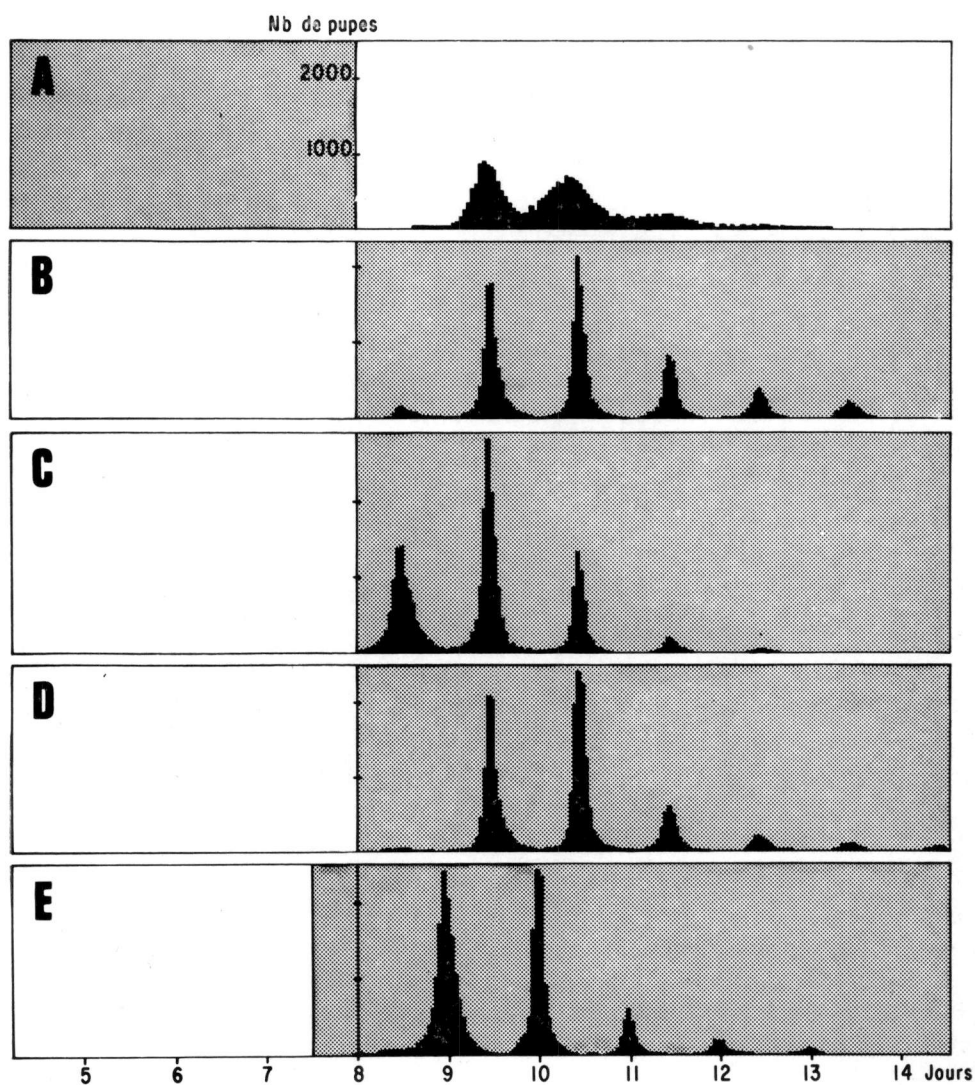


FIG. 7

A : Rythme d'activité en lumière continue après élevage des larves en obscurité ;

B, C, D, E : Rythme d'activité en obscurité continue après élevage des larves en lumière continue.

(ces 4 tracés ne diffèrent que par des techniques expérimentales différentes, destinées à éliminer des facteurs éventuels non contrôlés risquant d'induire une périodicité).

Le résultat le plus intéressant a été obtenu dans le cas d'une stimulation provoquée par le passage lumière-obscurité. Ainsi dans ce type d'essai, les larves à aucun

moment de leur vie n'ont été en présence d'un cycle quelconque, tant en lumière qu'en température ; tout se passe comme si la sortie de ces larves était due à l'activité de ce que l'on appelle « horloge interne » ou « oscillateur ». Ce dernier aurait besoin d'un stimulus pour déclencher sa marche et serait doué ensuite d'une période persistante de 24 heures. Il n'y a pas en effet dans cet exemple amortissement ou abolition du rythme et la diminution d'amplitude du phénomène ne traduit en fait que la diminution, puis l'abolition de l'activité consécutive à la disparition des individus.

Nous pouvons alors réellement parler d'un rythme auto-entretenu, d'un *rythme endogène* au sens strict.

En lumière continue il semble qu'il y ait amortissement du rythme avant la fin de l'activité, mais cette disparition du rythme ne s'effectue pas selon les règles formulées par ASCHOFF (1960), (selon cet auteur les animaux diurnes présentent un rythme de période plus courte que la normale en lumière continue et plus longue en obscurité continue, le contraire étant observé pour des animaux nocturnes).

Dans nos expériences selon que le synchronisateur est le passage LD ou DL les deux rythmes qui en découlent sont légèrement déphasés. Ceci est dû à un phénomène constant signalé précédemment à savoir que le premier pic d'activité se situe 10 à 13 heures environ après le passage LD suivi ensuite d'un rythme de période de 24 heures tandis que ce premier pic d'activité se situe 30 à 34 heures environ après le passage DL suivi lui aussi d'un rythme de 24 heures.

Ces changements de conditions interviennent dans nos expériences au huitième jour, ce qui correspond généralement au début de ce comportement de prénymphose, mais quelquefois, la nymphose ne débute que le neuvième ou le dixième jour et il s'ensuit que le premier pic d'activité est repoussé de $12 + n \cdot 24$ h après un passage LD, et de $33 + n \cdot 24$ h pour DL.

Ces résultats ressemblent à ceux obtenus par HADDOW *et al.* (1961) sur *Aedes aegypti*. Chez cet insecte le synchronisateur d'un rythme de ponte est le passage LD. Après un tel stimulus un groupe de femelles, (ayant pondu préalablement de façon arythmique en condition de lumière continue) dépose ses œufs de façon synchrone 21 heures après, et par la suite à intervalle régulier de 24 heures en obscurité continue.

En ce qui concerne *C. capitata* ce rythme endogène bien caractérisé de 24 heures obtenu en obscurité, nous a incité à reconduire plusieurs fois ces expériences, afin de bien s'assurer qu'aucun élément extérieur à caractère rythmique ne venait influencer ce comportement. Parmi ces éléments, deux nous paraissaient pouvoir agir de façon directe : soit le fait de pénétrer dans la pièce pour prélever les pupes, soit une mauvaise étanchéité vis-à-vis de la lumière naturelle. En effet, il se trouvait que le maximum d'activité observé correspondait à la fois à l'heure où nous pénétrions tous les jours dans l'enceinte climatisée et à l'heure où ce maximum aurait eu lieu en condition de photopériode naturelle. Un exemple de ce type est décrit par K. SCHURR et F. G. HOLDAWAY, 1966 à propos du rythme nycthéral de ponte d'*Ostrinia nubilalis*, où précisément en début et en fin d'expérience, il y a une correspondance entre les maximums de ponte de femelles maintenues à l'extérieur en conditions naturelles et au laboratoire en conditions constantes.

D'après BUNNING (1964) lorsqu'un rythme se maintient en conditions constantes avec une périodicité égale à 24 heures, il se pourrait que ce soient des facteurs du milieu environnant encore inconnus qui l'entretiennent.

Dans nos expériences, lorsque cela est possible nous profitons du temps de lumière pour effectuer nos manipulations mais dans le cas d'une obscurité continue nous nous servons d'une lampe électrique donnant une lumière rouge très faible. Le dispositif contenant les larves est lui-même recouvert de plastique noir et la pièce est munie d'un sas absolument étanche.

Sur les graphiques de la figure 7 figurent les résultats de ces différents essais. En B manipulation normale avec lampe électrique généralement vers 9 heures ; en C manipulation avec lampe électrique mais en pénétrant dans la pièce à différentes heures tous les jours ; en D toute l'expérience a été faite en manipulant dans l'obscurité totale et enfin en E déphasage de 12 heures du passage LD. On constate qu'il n'y a aucune différence entre ces divers tracés, sinon que le début de l'activité peut avoir lieu le huitième ou le neuvième jour. En ce qui concerne plus particulièrement E nous constatons un déphasage du rythme, correspondant exactement au décalage du stimulus LD, c'est-à-dire 12 heures. Ceci nous donne des maximums d'activité vers 18 à 19 heures, heure à laquelle correspond justement une activité minimale en lumière naturelle. Enfin le fait que le premier pic d'activité se situe généralement 12 h ou 12 h + n après le passage LD, suivi ensuite d'une périodicité de 24 heures, est particulièrement bien illustré dans cette série d'expériences.

Il ne semble donc pas d'après ces données que ce rythme soit influencé par de la lumière parasite ou par d'autres variations perturbatrices dues aux manipulations expérimentales. Tout au plus peut-on dire que les entrées et sorties de l'expérimentateur entraînent toujours, malgré toutes les précautions prises une légère augmentation de l'activité. Sur certains graphiques (fig. 10) nous avons repéré les heures où s'effectuent la récupération des pupes ; ceci se traduit par de légères augmentations d'amplitude, provoquant des anomalies dans le détail des courbes, mais qui n'ont aucun effet sur la période du rythme.

D. — *Étude du rythme en condition constante depuis la ponte*

En partant de l'exemple de la figure 7 où nous voyons nettement que le synchronisateur du rythme est le passage lumière-obscurité, nous avons voulu étudier l'efficacité de ce synchronisateur suivant sa localisation dans le temps. Pour cela nous l'avons progressivement décalé, ce qui revient à raccourcir le temps de lumière auquel étaient soumises les larves depuis le début de leur développement. Nous avons diminué ce temps de lumière, généralement de 24 heures en 24 heures, en partant de 8 jours, pour arriver à un minimum de 8 heures (fig. 8). Dans ce dernier cas en effet, ce temps correspond simplement à la durée de la ponte des femelles, après quoi les œufs sont prélevés, déposés sur le milieu artificiel, et placés aussitôt à l'obscurité. Dans toutes les autres expériences la ponte s'effectue aussi pendant 8 heures, et le temps pendant lequel les larves sont soumises à la lumière continue est compté à partir du début de la ponte.

Ces résultats nous montrent que, malgré une diminution plus ou moins progressive de l'amplitude des pics d'activité, le rythme de 24 heures apparaît parfaitement quelles que soient les conditions d'élevage larvaire. A la limite c'est-à-dire dans le cas de 8 heures de lumière, nous pouvons dire que nous avons exclu pratiquement tout facteur inducteur au cours de l'ontogenèse, puisque les larves ont été maintenues bien avant leur éclosion en condition constante d'obscurité. Il n'y a

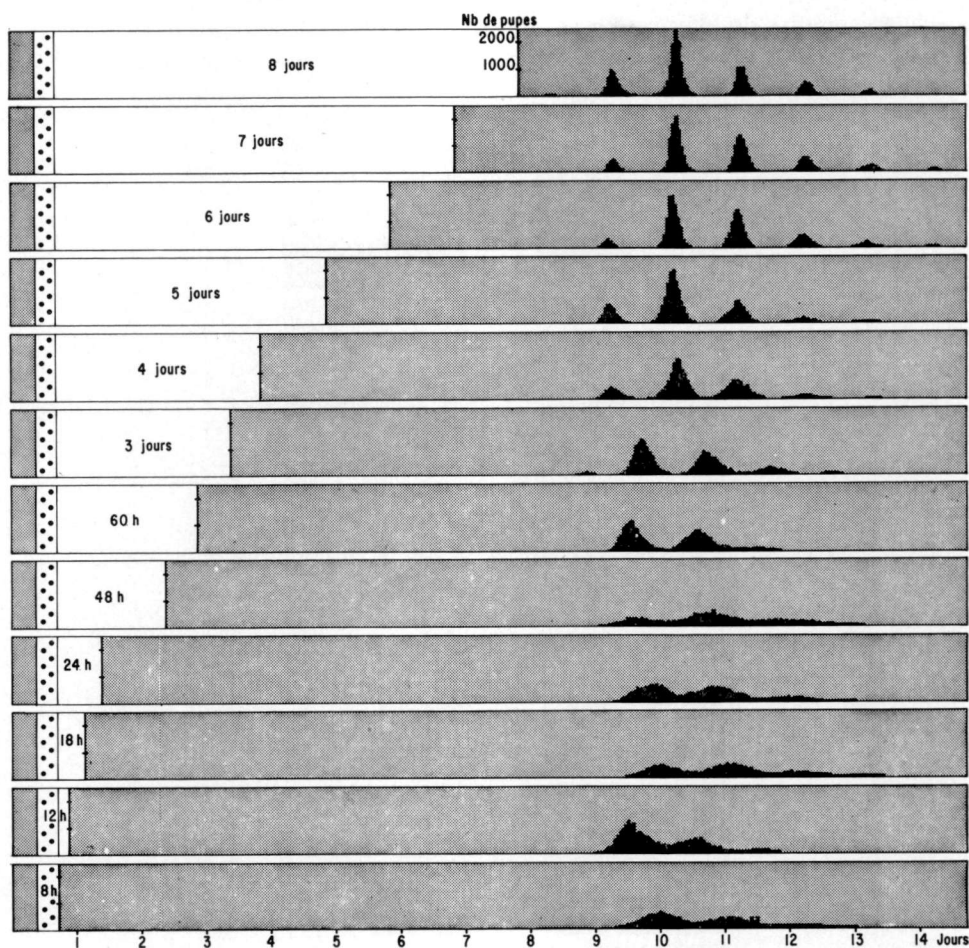


FIG. 8. — Rythme d'activité en obscurité continue après exposition des larves pendant leur développement à des temps de lumière de plus en plus courts à compter du début de la ponte. (La durée de ponte limitée à 8 heures au début de chaque expérience est représentée par la zone à gros points).

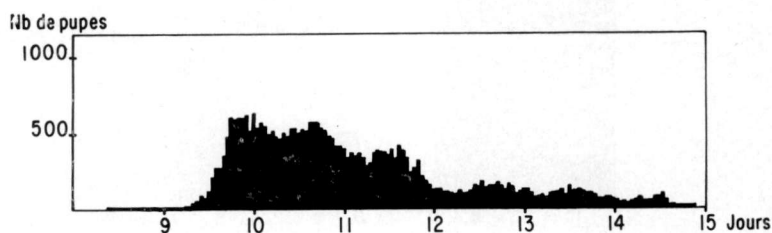


FIG. 9. — Rythme d'activité en lumière continue depuis l'éclosion des œufs

que les œufs qui ont été exposés à un temps de lumière d'ailleurs très variable car, suivant l'heure à laquelle ils ont été pondus, ils peuvent avoir reçu de 8 heures à quelques minutes de lumière. La limite extrême aurait été de pouvoir recueillir ces œufs directement à l'obscurité mais cet insecte ne pond pas à l'obscurité.

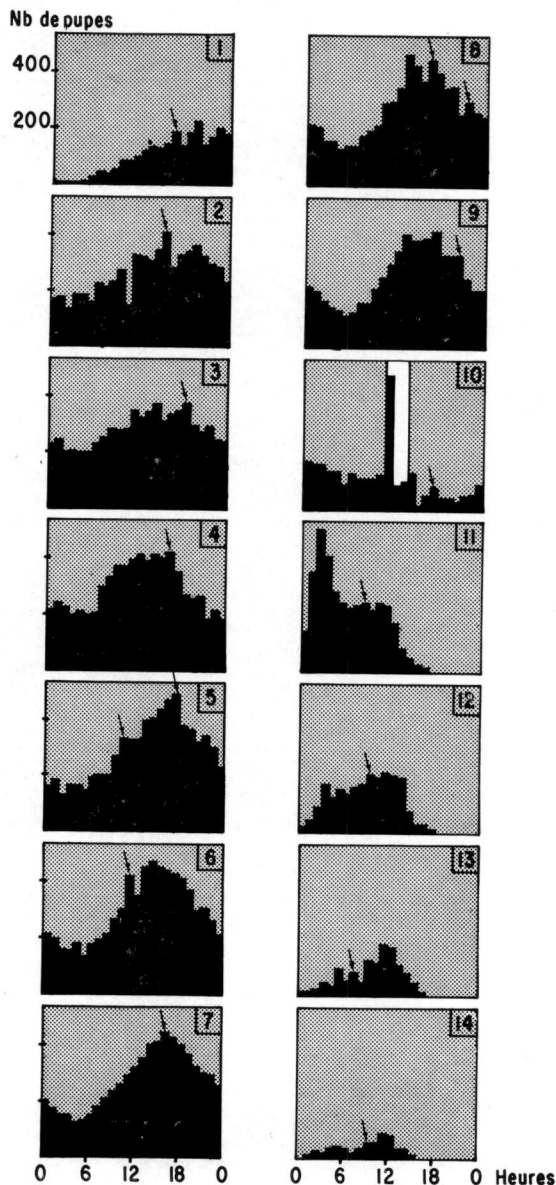


FIG. 10. — Rythme d'activité suivi sur un élevage permanent pendant 14 jours en obscurité continue depuis l'éclosion des œufs

Déphasage du rythme à partir du dixième jour par introduction d'un temps de lumière de 3 heures au moment où devait avoir lieu un pic d'activité. Les flèches montrent l'influence des entrées et sorties de l'expérimentateur (cf. texte, paragraphe V, C).

Des expériences du même type ont été effectuées en lumière continue, qui présente l'avantage de pouvoir opérer en condition vraiment constante depuis la ponte des œufs, et permet à l'expérimentateur de travailler dans de meilleures conditions du point de vue pratique. Comme dans toutes les autres expériences où ce comportement était observé en lumière continue, les phénomènes sont beaucoup moins bien caractérisés mais il est néanmoins possible d'observer la manifestation d'un rythme, mis en évidence par des différences d'amplitude beaucoup plus faibles (fig. 9). La période présente certains écarts par rapport à une valeur très voisine de 24 heures.

Pour mieux caractériser le rythme en condition d'obscurité continue, et surtout afin de pouvoir observer le phénomène pendant plus de 3 ou 4 jours, nous avons expérimenté sous une forme un peu différente. Au lieu de travailler pendant 1 semaine avec 28 000 larves évoluant toutes à la fois, nous avons mis en élevage tous les jours pendant 10 jours, 9 000 œufs répartis dans 2 boîtes de milieu artificiel. La durée de la ponte est toujours de 8 heures et les œufs sont placés à l'obscurité au bout de ce laps de temps. Bien que les quantités de larves se nymphosant tous les jours soient plus faibles (5 000 à 6 000 larves en moyenne), nous avons pu suivre ce comportement de prénymphose pendant une durée de 14 jours (fig. 10). Nous avons encore obtenu un rythme de période sensiblement égale à 24 h, pour ce comportement de prénymphose s'effectuant en obscurité continue depuis la ponte ; « l'horloge biologique » fonctionne en quelque sorte dans ce cas en l'absence de synchronisateur apparemment visible. La figure 10 illustre ces résultats, tout au moins jusqu'au neuvième jour, après quoi intervient un autre facteur dont il sera fait état ultérieurement.

VI. — ACTION D'UN SEUL SYNCHRONISATEUR AGISSANT EN CONDITION CONSTANTE

Des résultats analogues ont été obtenus en faisant intervenir en tant que synchronisateur non plus le passage LD, mais un certain temps d'éclairement pendant l'obscurité continue ou inversement, un certain temps d'obscurité pendant l'éclairement continu.

Dans les expériences effectuées en obscurité continue les insectes ont été soumis, toujours au huitième jour, à une série de temps de lumière, de durée variable allant de 30 heures à 15 minutes (fig. 11, 1 à 8). Dans tous les cas après ce temps de lumière il se manifeste à l'obscurité un rythme de 24 heures. Ce dernier est très net pour tous les temps d'éclairement de 30 heures à 15 minutes, avec diminution de l'amplitude et étalement des réponses à partir de 6 heures et en dessous.

Pour un temps de lumière de 30 heures nous commençons à voir l'amorce d'une activité pendant cet éclairement, qui n'est autre que le début du rythme qui se serait manifesté en lumière continue s'il n'y avait pas eu à nouveau passage LD.

En ce qui concerne les temps d'éclairement très courts, nous aurions pu terminer nos expériences en introduisant un éclair de flash. En effet PITTENDRIGH et BRUCE (1959) ont montré qu'un tel éclair de flash de 1/2 000 de seconde était encore capable de déclencher un rythme d'émergence chez la drosophile. Il est probable que dans

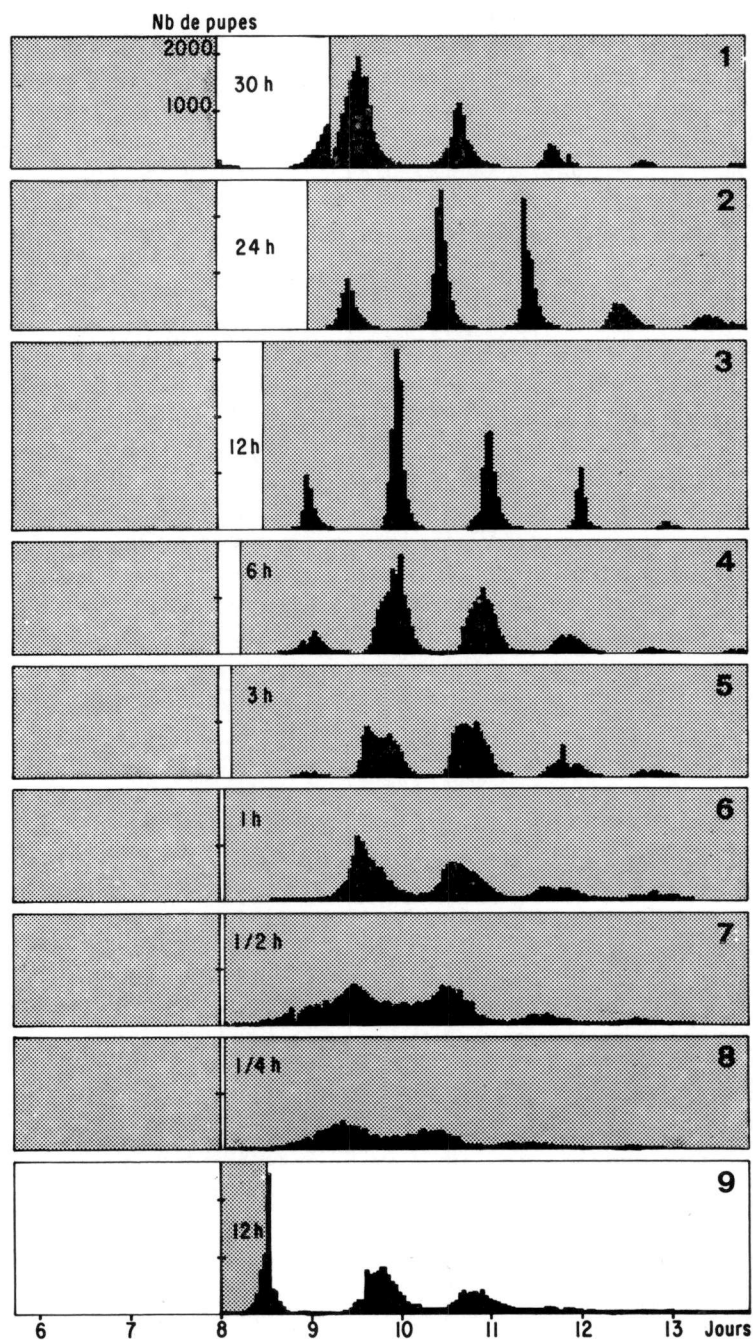


FIG. 11. — Rythmes d'activité obtenus en obscurité continue entrecoupée d'un seul temps de lumière allant de 30 heures à 1/4 d'heure à partir du huitième jour (graphiques 1 à 8).

Rythme d'activité obtenu en lumière continue entrecoupée d'un seul temps d'obscurité de 12 heures à partir du huitième jour (graphique 9).

le cas de *Ceratitis* nous aurions eu aussi déclenchement d'un rythme, mais l'intérêt d'une telle expérience aurait été moins évident dans notre cas, car, le rythme se manifestant même en l'absence de synchronisateur, il aurait été difficile d'apprécier le véritable rôle de cet éclair de flash.

L'expérience inverse à savoir lumière continue interrompue par un temps d'obscurité a été faite uniquement avec un temps d'obscurité de 12 heures. Nous retrouvons à nouveau des résultats connus, tout d'abord le rythme s'amorce avec un maximum d'activité 12 heures après le passage LD, accentué d'ailleurs par la stimulation due à l'apparition de la lumière. Ensuite le deuxième pic d'activité n'apparaît qu'après une période de 30 heures après le passage DL; enfin nous avons un rythme d'activité caractéristique des conditions de lumière continue (période d'environ 24 heures et amortissement progressif de l'amplitude) (fig. 11-9).

En complément de l'expérience en obscurité continue (fig. 10) il nous a paru intéressant d'introduire un temps de lumière de 3 heures, non plus à la fin de l'évolution larvaire, mais pendant la manifestation de ce rythme endogène, établi depuis 10 jours en obscurité continue.

Nous avons essayé de faire coïncider la fin de cet éclaircissement, avec le pic d'activité qui aurait dû se manifester en l'absence de ce stimulus. Il s'ensuit les deux résultats, déjà obtenus ailleurs et prévisibles ici à savoir : déphasage du rythme d'activité de 12 heures à compter du passage LD et activité intense pendant la première heure d'éclaircissement. Mais ce déphasage ne se maintient pas par la suite et il semble au contraire qu'il y ait retour au rythme précédent. Malheureusement cette expérimentation, qui n'était d'ailleurs pas conçue pour ce résultat annexe, se termine trop tôt pour pouvoir confirmer ce nouveau fait.

VII. — ACTION DE CYCLES PHOTOPÉRIODIQUES DIFFÉRENTS DE 24 HEURES

Une autre série d'expériences a été menée avec des cycles photopériodiques différents de 24 heures (fig. 12). Nous voyons que pour des photopériodes allant de 3 : 3 à 18 : 18 il est parfaitement possible d'imposer aux larves un rythme d'activité correspondant, c'est-à-dire de 6, 12, 20, 28 ou 36 heures. Le fait que les maximums d'activité se manifestent toujours 10 à 13 heures après le début du temps d'obscurité, a pour conséquence le déroulement de cette activité soit à la lumière pour les cycles 3 : 3, 6 : 6 et 10 : 10, soit à l'obscurité pour les cycles 14 : 14 et 18 : 18.

A cela s'ajoute aussi la stimulation de la première heure de lumière, dans la mesure où elle correspond plus ou moins à l'activité des insectes.

Dans le cas de 3 : 3 d'ailleurs presque toute l'activité est issue de ce comportement. De plus toujours dans ce même exemple, si l'on considère les résultats pendant toute la durée de cette expérience, on s'aperçoit que ce rythme de 6 heures présente dans son ensemble une modulation d'amplitude de période voisine de 24 heures. Peut-être s'agit-il de la manifestation du rythme endogène de 24 heures, simplement masqué par le cycle 3 : 3. De même en ce qui concerne le cycle 24 : 24 agissant, soit depuis l'éclosion soit à partir du huitième jour après la ponte, il est encore possible mais de façon beaucoup moins nette, de provoquer un rythme de

48 heures. L'activité la plus importante a lieu pendant l'obscurité, mais elle interfère ou se superpose à une autre activité qui commence à se manifester à la lumière, pour être inhibée chaque fois par le passage LD.

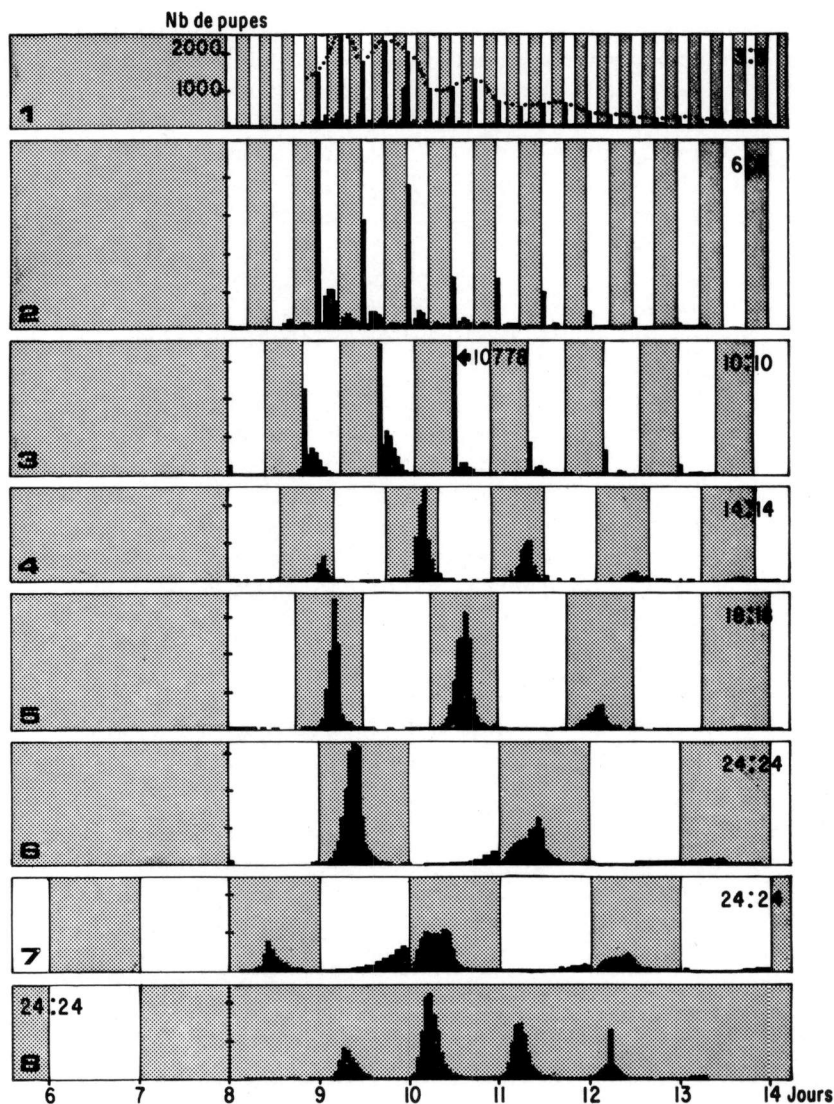


FIG. 12. — Rythmes d'activité obtenus sous des cycles d'éclairement de périodes différentes de 24 heures, allant de LD 3 : 3 à LD 24 : 24

Graphiques 1 à 6 : élevage des larves en obscurité continue ;
Graphiques 7 et 8 : élevage des larves en LD 24 : 24

Dans le cas enfin où les larves sont élevées en cycle 24 : 24 pour se nymphoser ensuite en obscurité continue, nous voyons à nouveau se manifester le rythme endogène de 24 heures.

VIII. — OBSERVATIONS ANNEXES

A. — *Durée du comportement de prénymphose*

Ce comportement de prénymphose, lié dans son déclenchement comme nous venons de le voir à un rythme endogène, présente d'autre part une certaine durée. En effet, les larves, une fois arrivées sur le sol ou sur un autre substrat, continuent encore à sauter pendant un temps qui nous semblait être assez bien déterminé.

Lors de nos prélèvements journaliers au cours des essais précédents, nous constatons que la formation des pupes se faisait après un délai d'approximativement 5 heures après le premier saut larvaire. Afin de déterminer cette durée de façon plus précise, nous avons dans certains cas recueilli les larves toutes les 20 minutes à l'aide de notre dispositif expérimental. Si nous portons sur un graphique les pourcentages cumulés de pupes formées en fonction du temps écoulé depuis leur saut, nous constatons effectivement (fig. 13) que le maximum de la nymphose a lieu entre 4 h 40 et 5 h 20 après la sortie des larves.

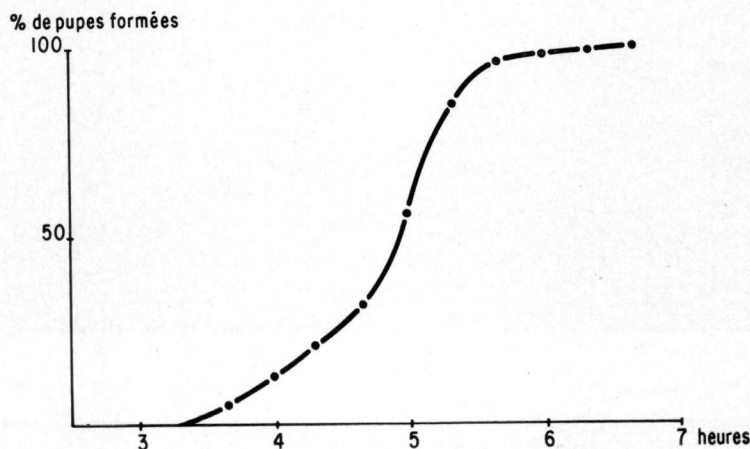


FIG. 13. — *Durée du comportement de prénymphose*
(Nombre de pupes formées en fonction du temps écoulé depuis le saut des larves)

B. — *Rythme lié au sex-ratio*

Une autre expérience annexe avait pour but de confirmer si la légère protandrie observée à l'émergence des adultes dans nos élevages, était due à des vitesses de développement différentes entre les sexes à l'état nymphal, ou due au fait que les mâles se nymphosent plus tôt que les femelles.

Sur toute la durée d'un essai nous avons prélevé heure par heure des lots de 100 pupes, ou la totalité de celles-ci lorsque leur nombre était inférieur, et nous avons attendu la sortie des adultes afin de pouvoir déterminer les sexes. (La détermination au stade pupe a été indiquée comme possible par CUNNINGHAM (1966) mais représente un travail fastidieux et long).

Si nous ramenons ces quantités de mâles et de femelles en pourcentage nous pouvons établir le graphique de la figure 14. Nous constatons alors que cette tendance à la protandrie correspond dans notre cas, au fait que les larves mâles se nymphosent dans l'ensemble plus tôt que les femelles ; 65 p. 100 de mâles au début, puis 44 p. 100 de mâles parmi les individus se nymphosant 5 jours après.

Mais un résultat non moins intéressant mis en évidence par cet essai, réside dans le fait que le sex-ratio présente des taux qui varient selon un rythme correspondant exactement au rythme endogène du comportement de prénymphose représenté à la partie inférieure du graphique (fig. 14). On remarque ainsi qu'au début de chaque pic d'activité correspond une plus forte proportion de mâles ; à la fin au contraire il y a une plus forte proportion de femelles, ceci étant, particulièrement net pour les quatre premiers jours de nymphose. Ainsi non seulement les larves mâles se nymphosent relativement plus tôt que les femelles, au regard de l'évolution totale, mais elles possèdent aussi une certaine avance par rapport à l'ensemble des individus se nymphosant en un jour donné.

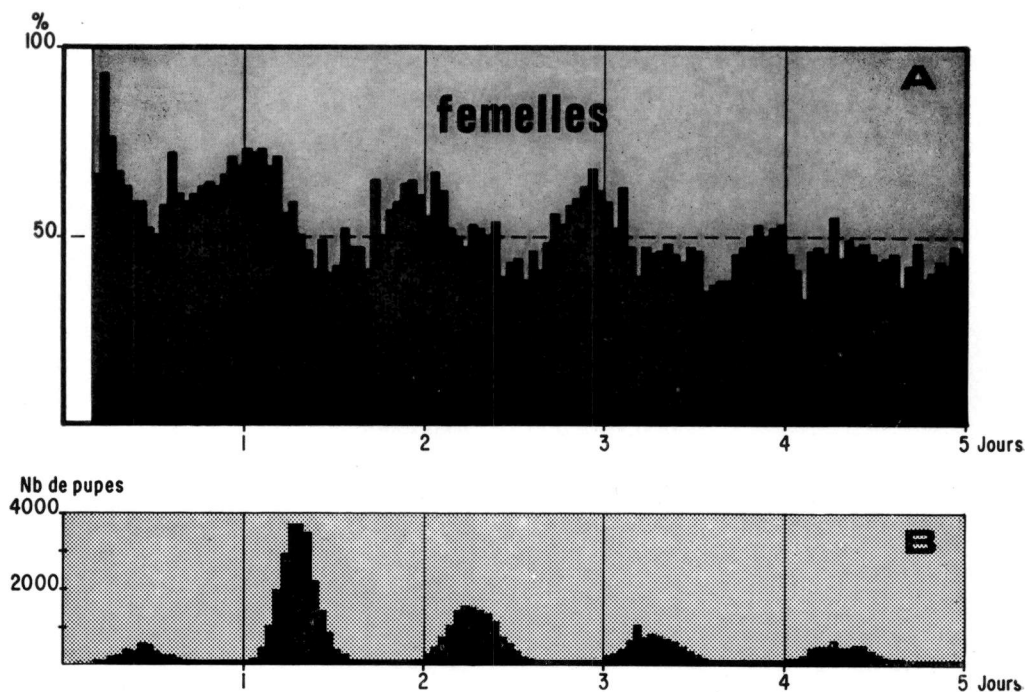


FIG. 14

A : Évolution du sex-ratio au cours du comportement de prénymphose des larves ;
B : Rythme d'activité des larves au cours de l'expérience correspondante

(Élevage des larves en lumière continue
et comportement de prénymphose observé en obscurité continue)

C. — Variation du poids des pupes

Ayant remarqué que les dernières pupes formées étaient de taille nettement inférieure aux autres, nous avons voulu savoir dans quelle mesure variaient exactement.

ces rapports de poids. Ces données ont été obtenues à partir d'un nombre très important de pupes, puisque c'est par pesée que nous avons généralement déterminé les quantités ayant servi à l'étude du rythme. Les résultats groupés dans le tableau suivant n'ont rien de surprenant et correspondent à ce que l'on observe la plupart du temps dans les élevages de *C. capitata* ; c'est-à-dire qu'il y a une diminution progressive du poids des pupes en fonction de l'évolution larvaire dans les mêmes conditions.

Durée en jours de l'évolution larvaire	7	8	9	10	11	12	13
Poids des pupes en mg	11,7	9,6	9	7,7	6,9	6,7	6,7

Ces différents poids sont valables pour des pupes âgées au maximum de 24 heures sans tenir compte des sexes.

Il y aurait à ce sujet une petite correction à faire car les pupes formées les premières sont les plus lourdes et sont en majorité de sexe mâle : or nous savons d'après FERON et SERMENT (1963) que ces derniers sont plus légers que les femelles à âge égal. Les poids moyens par sexe, que nous n'avons pas détaillés, montreraient donc une diminution beaucoup plus importante.

IX. — CONCLUSIONS ET DISCUSSION

Nous avons mis en évidence chez *C. capitata* un rythme nycthéméral endogène du comportement de prénymphose, c'est-à-dire du temps pendant lequel les larves quittent leur milieu d'élevage au moyen de sauts caractéristiques.

En cycle photopériodique naturel ce comportement se manifeste tous les jours pendant une durée de 2 ou 3 heures, située à la fin de l'obscurité et au début de l'éclairement.

En cycle photopériodique artificiel ce rythme de comportement est identique, mais l'activité peut avoir lieu, soit pendant l'obscurité soit pendant l'éclairement, suivant la durée du temps de lumière dans le cycle de 24 heures ; ceci étant fonction du fait que le maximum d'activité se situe généralement après un laps de temps constant (10 à 13 heures) après le début de l'obscurité.

Ce rythme se manifeste en condition constante de lumière ou d'obscurité si ces dernières sont maintenues à partir de la fin du développement larvaire, quelles que soient par ailleurs les conditions auxquelles ont été exposées les larves. Ce rythme persiste encore si les insectes sont simplement soumis à une seule alternance DL ou LD agissant comme stimulus de synchronisation. Ce stimulus agit aussi s'il se situe de plus en plus tôt au cours de l'évolution larvaire, provoquant simplement un rythme un peu plus amorti au point de vue amplitude d'activité. Un temps de lumière de durée même très courte pendant l'obscurité constante, de même qu'un temps d'obs-

curité pendant l'éclairement agit comme synchronisateur du rythme. Si ces changements de condition photopériodique ont lieu le huitième jour, c'est-à-dire à la fin du développement larvaire, dans le cas d'un temps de lumière le premier pic d'activité se situe 10 à 13 heures après le passage LD, tandis que dans le cas d'un temps d'obscurité le premier pic d'activité se situe 30 à 34 heures après le passage DL, le rythme qui est ainsi déclenché dans les deux cas se poursuit avec une période de 24 heures.

Sur l'ensemble de nos résultats on remarque que lorsque ce rythme se manifeste en conditions constantes, il est beaucoup plus marqué quant à l'amplitude, en obscurité continue qu'en lumière continue.

Si l'on considère le taux du sex-ratio de ces larves au cours de ce comportement de prénymphose, on constate qu'il est lui aussi soumis à un rythme correspondant qui se traduit par une quantité plus forte de mâles au début de chaque pic d'activité et vice versa pour les femelles, avec en plus diminution progressive des mâles au cours des 5 ou 6 jours que dure ce comportement à chaque essai.

Ce rythme enfin se manifeste et persiste si les insectes sont élevés en conditions constantes depuis l'éclosion des œufs ; ce qui permet vraiment de le qualifier d'endogène.

On peut se demander néanmoins comme le fait remarquer LECOMTE (1968) ainsi que d'autres auteurs, s'il est légitime de considérer un milieu comme constant pour la seule raison qu'on ait éliminé deux ou trois variables.

Il est bien évident que lorsqu'on parle d'obscurité complète on sous-entend par rapport à la sensibilité humaine, qui n'a rien à voir avec celle des insectes. On pourrait très bien imaginer que nos insectes, par analogie avec les lépidoptères *Noctuidae*, sont sensibles au rayonnement infrarouge (CALLAHAN, 1966). En conséquence, l'expérimentateur, même dépourvu de lampe électrique pénétrant dans la pièce est peut-être une véritable source lumineuse infrarouge dont le rayonnement, capable par ailleurs de traverser certains matériaux dits opaques, peut atteindre les insectes et influencer leur comportement. BROWN (1954) par exemple a pu mettre en évidence chez un crabe, une corrélation entre les variations rythmiques d'une activité métabolique et celle de l'activité du rayonnement cosmique. Il considère par ailleurs sachant, d'une part que certains rythmes peuvent persister très longtemps en conditions constantes (plusieurs mois chez *Calandra granaria* ; BIRUKOW, 1962), et d'autre part que certains insectes peuvent réagir en fonction des variations naturelles du champ magnétique et électrostatique, (BROWN, 1960) que la période de ces rythmes est déterminée de préférence par de telles variations subtiles en milieu dit constant que par ce qu'il appelle un « innate time-measuring sense », autre dénomination de l'horloge interne (BROWN, 1962).

HAMNER *et al.* (1962) expérimentant au pôle sud déclarent par contre que ces variables externes liées à la rotation de la terre, n'ont pas d'influence décelables sur le fonctionnement de l'horloge interne. Les hypothèses sont nombreuses et la persistance du rythme endogène en conditions constantes reste un phénomène complexe.

ENRIGHT (1965) pense que parmi les quelques cas où l'influence de facteurs externes en tant que synchronisateur est possible il vaut mieux considérer les variations parasites intervenant dans le laboratoire tels que bruits, distribution de nourriture, etc, plutôt que des facteurs géophysiques tels que la pression barométrique, le champ magnétique ou les rayons cosmiques.

A notre connaissance nous ne pouvons citer qu'un seul exemple relevant de l'influence des vibrations ambiantes. Il s'agit d'un rythme d'activité de période 7 jours, induit chez deux chilopodes *Scolopendra cingulata* par une différence probable de ces vibrations transmises par les bâtiments du laboratoire, entre les jours de travail et les week-end (MEAD, 1970).

D'autres facteurs peuvent aussi jouer un rôle ; par exemple chez *Aedes taeniorhynchus* l'alternance lumière obscurité induit un rythme circadien de nymphose de 22 h 12 mn, mais la position du pic dans le temps dépend de la température et du moment où se produit l'éclosion des œufs, tandis que la période peut varier en fonction de la nourriture des larves (PROVOST, 1967).

Dans d'autres cas la température peut avoir une action en annulant les rythmes. En ce qui concerne *C. capitata* nous n'avons pas étudié l'influence de ce facteur, toutes les expériences y compris l'élevage ayant été effectuées à température constante de 26°C. Nous avons simplement remarqué que si l'on place rapidement des larves en fin de développement à une température plus basse c'est-à-dire à 11°, ceci a pour conséquence de déclencher ou d'intensifier ce comportement de prénymphose. La température semble jouer un rôle moins important à propos du rythme nycthémeral de la prise alimentaire des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* décrit par BURGERJON (1972), mais peut néanmoins supprimer l'influence des temps d'obscurité si celui-ci coïncide artificiellement avec une élévation de température. Cette inhibition, au même titre que l'activation observée chez *C. capitata*, peut s'expliquer par le fait que dans un cas les conditions sont à l'encontre de ce qui se passe généralement dans la nature et dans l'autre elles sont au contraire en concordance.

Reçu pour publication en juillet 1974.

SUMMARY

CIRCADIAN RHYTHM IN THE BEHAVIOUR OF MEDITERRANEAN FRUIT FLY MATURE LARVAE (*CERATIS CAPITATA* WIED., DIPT., TRYPETIDAE)

The emergence behaviour from the breeding medium shows a peculiar habit of the larval jumping in search of a nymphal substrate. This emergence shows a circadian rhythm in direct relationship with the light/dark cycle.

In natural conditions of daily fluctuating light as well as in laboratory 12 : 12 LD cycle (and at constant temperature), this behaviour displays itself in a short time period of 3-4 hours. It occurs during the last hours of darkness and the first hour of light. In variable LD cycle the characteristics of the rhythm include (a), a peak of activity on the 10th-13th hour after the transition from light to dark and (b) another period of activity induced by the first hour of light.

This rhythm is endogenous and persists in a 24-hourly periodicity in constant darkness if the larvae have been reared in LD cycle or even exposed to a single time-cue at the end of their larval life. The circadian rhythm appears also if constant light or constant darkness have been maintained since the eggs laying but the amplitude is then very narrow. A single transition from light to dark increases the rhythm amplitude, more especially so if this change happens late in the larval life.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ASCHOFF J., 1960. Exogenous and endogenous components in circadian rhythms. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **25**, 11-28.
- BACK E. A., PEMBERTON C. E., 1918. The Mediterranean Fruit Fly. *U. S. Dept. Agri. Bull.*, Wash. D. C., 640, 1-43.
- BAILLAUD L., 1971. Les rythmes biologiques. Point de vue d'un botaniste sur quelques problèmes de biologie générale. *Experimentia*, **27**, 489-501.
- BATEMAN M. A., 1955. The effect of light and temperature on the rhythm of pupal ecdysis in the Queensland Fruit Fly *Dacus (Strumeta) tryoni* (FROGG). *Austral. J. Zool.*, **3**, 22-33.
- BIRUKOW G., 1962. Tages und Lunarperiodizität bei der Aktivität und Orientierung der Kornkäfers *Calandra granaria* L. *Verh. dtsh. Zool. Ges.*, Wien 1962, 268-275.
- BROWN F. A. et al., 1954. Persistent daily and tidal rhythms of O₂ consumption in fiddler crabs. *J. Cell. comp. Physiol.*, **44**, 488-505.
- BROWN F. A., 1960. Response to pervasive geophysical factors and the biological clock problem. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **25**, 57-71.
- BROWN F. A., 1962. Extrinsic rhythmicity : a reference frame for biological rhythms under so-called constant conditions. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, **98**, 775-787.
- BUNNING E., 1964. The physiological clock. *Springer Verlag*, Berlin 145 p.
- BURGERJON A., 1972. Étude des facteurs responsables du rythme nyctéméral de la prise alimentaire des chenilles de *Thaumetopoea pityocampa* (SCHIFF) et des conséquences sur la virose cytoplasmique. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **4**, 353-366.
- CALLAHAN P. S., 1966. Electromagnetic communication in insects. Elements of the terrestrial infrared environment, including generations transmission and detection by moths. *U. S. Dept. Agric. ARS.*, **33**, 156-176.
- CAUSSE R., FERON M., SERMENT M. M., 1966. Rythmes nyctéméraux d'activité sexuelle inverses l'un de l'autre chez deux diptères *Trypetidae* : *Dacus oleae* GMEIN et *Ceratitis capitata* WIEDEMANN. *C. R. Acad. Sci.*, **262**, 1558-1560.
- CAUSSE R., FERON M., 1967. Influence du rythme photopériodique sur l'activité sexuelle de la mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* WIEDEMANN Diptère *Trypetidae*. *Ann. Epiphyties*, **18**, 175-192.
- CHRISTENSON L. D., FOOTE R. H., 1960. Biology of Fruit Flies. *Ann. Rev. Ent.*, **5**, 171-192.
- CUNNINGHAM R. T., 1966. Sex identification of pupae of three species of Fruit Flies. *J. Econ. Entomol.*, **59**, 864-865.
- DUMORTIER B., 1970. *Le rythme circadien d'activité stridulatoire de l'Ephippigère* (Ins. Orthop.) *Étude anatomique et physiologique*. Thèse de Doctorat d'État. Paris.
- ENRIGHT J. T., 1965. In ASCHOFF J. Circadian clock. *N. H. P. C. Amsterdam*.
- FERON M., SERMENT M. M., 1963. Différenciation sexuelle aux stades œufs et pupes chez la Mouche Méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata*. *Rev. Path. Veg. Ent. Agric. Fr.*, **42**, 239-244.
- HADDOW A. J., GILLET J. D., CORBET P. S., 1961. Observations on the oviposition-cycle of *Aedes (Stegomia) aegypti* (LINNAEUS). *V. Ann. Trop. Med. Parasit.*, **55**, 343-356.
- HALBERG F. X., HOWARD R. B., 1958. 24 hours periodicity and experimental medicine. Examples and interpretations. *Postgrad. Med.*, **24**, 349-358.
- HAMNER K. C., FINN J. C., SIROHI G. S., HOSHIZAKI T., CARPENTER B. H., 1962. The biological clock at the south pole. *Nature*, **195**, 476-480.
- HANNA A. D., 1947. Studies on the mediterranean Fruit Fly *Ceratitis capitata* WIED (*Diptera Trypetidae*). II. Biology and control. *Bull. Soc. Fouad 1^{er} Ent.*, **31**, 251-285.
- LECOMTE J., 1968. Les rythmes d'activité chez les arthropodes. *Ann. Epiphyties*, **19**, 121-131.
- MEAD M., 1970. Sur l'obtention d'un rythme d'activité de période de sept jours chez *Scolopendra cin- gulata* (chilopode). *Rev. Comp. Animal*, **4**, 75-76.
- MYBURGH A. C., 1963. Diurnal rhythms in emergence of mature larvae from fruit and eclosion of adult *Pterandrus rosa* (KSH.) and *Ceratitis capitata* (WIED.). *S. Afr. J. Agric. Sci.*, **6**, 41-46.
- PITTENDRIGH C. S., BRUCE V. G., 1959. In : *Photoperiodism and related phenomena in plants and animals*, Washington, 475-505.
- PROVOST M. W., LUM P. T. M., 1967. The population rhythm in *Aedes Taeniorhynchus* (*Diptera : Culicidae*). I. Introduction. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, **60**, 138-149.
- SCHURR K., HOLDAWAY F. G., 1966. Periodicity in oviposition of *Ostrinia nubilalis* (HBN.) (*Lepi- doptera : Pyraustidae*). *Ohio J. Sci.*, **66**, 76-80.
- TAYLOR B., 1969. Geographical range and circadian rhythms. *Nature*, **22**, 296-297.

INFLUENCE DU SEX-RATIO SUR LE NOMBRE D'ACCOUPLEMENTS DANS UNE POPULATION DE *CERATITIS CAPITATA* WIEDEMANN (DIPTÈRE TRYPETIDAE)

R. CAUSSE

Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet

RÉSUMÉ

Dans une population de *Ceratitis capitata* confinée dans une cage, le maximum d'accouplements dans un temps limité est réalisé lorsque le nombre de mâles est inférieur au nombre de femelles. Il est utile de le savoir pour la poursuite de certains travaux expérimentaux et un tel phénomène devrait être pris en compte dans certaines études de dynamique de populations concernant particulièrement cet insecte.

Au cours de nos travaux sur les accouplements successifs de femelles de *Ceratitis capitata* avec des mâles irradiés ou non (CAUSSE, 1970) il était important d'obtenir, pour une population donnée de femelles, le plus grand nombre d'accouplements dans le temps le plus court.

Pour obtenir ce résultat, une première impulsion logique nous avait conduit à mettre en présence dans les cages des nombres plus élevés de mâles que de femelles, l'important étant d'obtenir le maximum de femelles accouplées, la potentialité sexuelle des mâles pouvant être gaspillée. Nous retrouvons l'application de cette même logique dans un travail récent de FARRIAS *et al.* (1972) étudiant sur ce même insecte l'influence de la durée de l'accouplement sur la quantité de spermatozoïdes transférés. Ces auteurs ont utilisé plusieurs mâles par femelle, 2 à 3, pour éviter les incompatibilités sexuelles et pour accélérer les accouplements. D'ailleurs chez *Trichoplusia ni* (Lépid. Noctuidae) HENNEBERRY et KISHABA (1967) montrent que pour des sex-ratio mâles : femelles de 1 : 4, 1 : 2, 1 : 1, 2 : 1 et 4 : 1 les pourcentages d'accouplements sont respectivement de 35, 37, 52, 85 et 83 p. 100.

Ayant cependant un doute en ce qui concerne *C. capitata* nous avons entrepris d'examiner systématiquement l'influence de différents sex-ratio sur le nombre d'accouplements obtenus dans un temps relativement court.

Des cages spéciales ont été réalisées, permettant de conserver deux groupes d'insectes de sexe différent, séparés par une cloison mobile. L'effacement de la cloison permet, au moment choisi, de mettre en présence les deux groupes sans perturbation (alors que l'introduction forcée d'insectes dans une cage déjà peuplée crée une perturbation évidente).

La répartition des proportions était la suivante :

cages n°	nombre de ♂	nombre de ♀	sex-ratio
1	100	500	1/5
2	100	200	1/2
3	100	100	1/1
4	200	100	2/1
5	500	100	5/1

Les nombres étaient choisis de telle sorte que le nombre maximum théorique d'accouplements soit égal à 100 (compte tenu de la durée de l'expérience et de la durée normale d'un accouplement, 2 h 20 en moyenne).

Les insectes avaient été isolés dès leur émergence et gardés le temps nécessaire à leur complète maturité sexuelle (6 jours à 27°C et sous photopériode de 12 heures). Les morts étaient remplacés par des individus de même âge.

Le sixième jour l'ouverture des cloisons mobiles permettait aux groupes de sexe différent de se trouver en présence. Les premiers accouplements se réalisent très vite, après 10 à 15 secondes (lors de mêmes expériences avec introduction forcée, il fallait plusieurs minutes pour obtenir les premiers accouplements, conséquence de la perturbation signalée plus haut).

Les accouplements formés sont comptés toutes les dix minutes pendant trois heures consécutives, les couples formés étant prélevés et éliminés au fur et à mesure. Les résultats sont portés sur la figure 1. Ce graphique nous montre des résultats évidents :

1° Entre des sex-ratio de 1 : 2, 1 : 1 ou 2 : 1 il n'y a pas de différence sensible dans les nombres de couples formés qui augmentent d'abord rapidement puis tendent à se stabiliser, après trois heures, aux environs de 75 p. 100 des possibilités théoriques.

2° Par contre une différence remarquable apparaît entre les sex-ratio 1 : 5 et 5 : 1, et dans le sens inverse de celui que l'on aurait pu attendre. La proportion de 1 mâle pour 5 femelles donne beaucoup plus d'accouplements et beaucoup plus rapidement que la proportion inverse de 5 mâles pour 1 femelle.

D'autre part, des sex-ratio examinés, c'est celui de 1 : 5 qui donne, dans le temps de l'expérience, le plus grand nombre d'accouplements, soit près de 95 p. 100 (théoriquement possibles).

Une explication de ce phénomène peut être cherchée dans la très forte motivation sexuelle des mâles, sous réserve évidemment que soient respectées les conditions de cette motivation (CAUSSE et FERON, 1967). Dans ces conditions, et lorsque la population de mâles est forte, on assiste à un dérèglement du comportement mâle qui pousse de nombreux insectes de ce même sexe à réagir entre eux,

parfois en groupes importants, pour des tentatives d'accouplement, ceci même en présence de femelles. Il est connu que chez *C. capitata* le comportement sexuel normal est caractérisé par l'émission par le mâle d'une phéromone qui attire la femelle (FERON, 1959). Il semble que l'émission très forte de cette phéromone mâle provoque un certain phénomène de confusion. FERON (1962) a même montré que sous l'action de cette phéromone (ou de ses analogues) les femelles pouvaient manifester un comportement aberrant de type mâle, ou au contraire manifester un comportement de substitution typiquement femelle, à savoir le réflexe de ponte. D'autre part on constate que la séquence normale du comportement sexuel décrite par FERON est souvent perturbée, soit que le mâle déclenche son assaut trop vite sur une femelle non motivée, soit que plusieurs mâles interviennent à la fois sur la même femelle. Il est alors facile d'admettre que l'ensemble de ces réactions aboutisse à une diminution du nombre d'accouplements normaux lorsque les mâles sont trop nombreux.

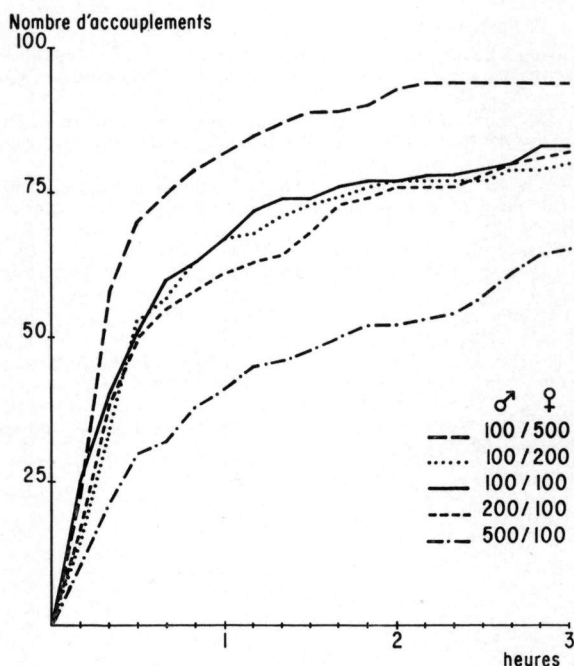


FIG. 1. — Évolution des nombres cumulés d'accouplements obtenus en 3 heures dans une population de *C. capitata* placée en cage, à maturité sexuelle, à différents sex-ratio

La différence la plus grande est mise en évidence entre des populations égales en nombre (600 insectes), ce qui écarte une influence éventuelle du facteur densité. D'autre part nous avons eu l'occasion de montrer dans un premier travail (CAUSSE, 1965) que deux populations identiques placées dans deux volumes différant dans les proportions de 1 à 24 ne permettaient pas de mettre en évidence un effet dû au volume sur les nombres d'accouplements.

SUMMARY

INFLUENCE OF SEX-RATIO ON THE NUMBER
OF MATINGS IN A POPULATION OF *CERATITIS CAPITATA* WIEDEMANN
(DIPTERA TRYPETIDAE)

In a population of *C. capitata* confined in a cage, the maximum of matings in a limited time occurs when the number of males is lower than the number of females. This phenomenon is important for certain experimental works and might play a role in the population dynamics of this insect.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CAUSSE R., 1965. Quelques aspects du comportement sexuel et de la reproduction chez la Mouche méditerranéenne des fruits, *Ceratitis capitata* WIED. (Diptère, Trypetidae). Thèse 3^e cycle Fac. Sc. Toulouse, 127 p.
- CAUSSE R., FERON M., 1967. Influence du rythme photopériodique sur l'activité sexuelle de la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* WIEDEMANN (Diptère Trypetidae). *Ann. Epiphyties*, **18**, 175-192.
- CAUSSE R., 1970. Étude au moyen d'insectes irradiés, des conséquences de deux accouplements successifs chez la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* WIED. (Dipt. Trypetidae). *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 607-615.
- FARIAS G. J., CUNNINGHAM R. T., NAKAGAWA S., 1972. Reproduction in the Mediterranean Fruit Fly : abundance of stored sperm affected by duration of copulation, and affecting egg hatch. *J. econ. Entomol.*, **65**, 914-915.
- FERON M., 1959. Attraction chimique du mâle de *Ceratitis capitata* WIED. (Dipt. Trypetidae) pour la femelle. *C. R. Acad. Sc.*, **248**, 2403-2404.
- FERON M., 1962. L'instinct de reproduction chez la Mouche méditerranéenne des fruits *Ceratitis capitata* WIED. (Dipt. Trypetidae). Comportement sexuel. Comportement de ponte. *Rev. Pat. veg. Ent. agr.*, **41**, 3-129.
- HENNEBERRY T. S., KISHABA A. N., 1967. Mating and oviposition of the Cabbage Looper in the laboratory. *J. econ. Entomol.*, **60**, 692-696.

INFLUENCE DE LA SUPPRESSION DE LA PHASE SARCOPHAGE DANS L'ALIMENTATION LARVAIRE DE *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA* FISCHER (HYM. BRACONIDAE) SUR LA MORPHOLOGIE ET LE POTENTIEL DE REPRODUCTION DES ADULTES

A. FERRAN et J.-P. LAFORGE

Station de Zoologie et de Lutte biologique, I. N. R. A.,
37, Boulevard du Cap,
06602 Antibes

RÉSUMÉ

La suppression de l'alimentation sarcophage au niveau de la larve de troisième stade de *Phanerotoma flavitestacea* se traduit essentiellement chez l'adulte, par une réduction de la taille et une diminution des réserves en cellules reproductrices à la naissance, de la longévité et de la fécondité. Par contre la durée de la période de maturation sexuelle des femelles et leur rythme de ponte demeurent inchangés.

Ainsi que l'ont précédemment signalé BILIOTTI et DAUMAL (1969) le parasite ovo-larvaire *Phanerotoma flavitestacea* présente un comportement larvaire assez particulier en ce sens qu'après avoir passé les deux premiers stades en endoparasite strict, au troisième et dernier stade, il sort de la chenille hôte dont le cadavre est alors entièrement consommé à l'exception des zones sclérifiées (tête notamment). Comme l'ont déjà observé les auteurs ci-dessus, la suppression de cette phase sarcophage n'empêche pas la formation de parasites adultes viables mais qui ont, toutefois une taille inférieure à la normale. Nous nous sommes attachés à préciser le potentiel biotique de ces imagos en utilisant comme substrat de ponte, non pas l'hôte normal *Ectomyelois ceratoniae*, mais un hôte de substitution particulièrement adapté (*Anagasta kühniella* ZELL.) qui est employé depuis 1964 pour l'élevage de cet entomophage.

MÉTHODE D'ÉTUDE

La phase sarcophage ayant normalement lieu alors que *A. kühniella* a déjà tissé son cocon de nymphose, il est d'une part difficile de repérer le moment exact où la larve du parasite sort de son hôte et d'autre part impossible de supprimer ce type d'alimentation sans isoler le parasite de son

substrat alimentaire. Cette dernière opération conduit nécessairement à la destruction du cocon du Lépidoptère, cocon qui s'avère par ailleurs indispensable à la poursuite du développement de *P. flavitestacea*. Nous avons pallié ces difficultés de la façon suivante : les chenilles d'*A. kühniella* ayant tendance à quitter le milieu (semoule de blé dur) en fin d'alimentation, nous avons profité de ce comportement pour les amener à tisser leur cocon sur des surfaces transparentes. La zone de fixation sur le substrat étant constituée par un maillage de soie moins dense, il est alors possible de déceler, par transparence le moment précis où la larve du parasite sort de la chenille. Le parasite est alors extrait de son abri et placé dans un cocon artificiel qui est constitué par une logette de 1 cm de long pratiquée dans du carton ondulé et recouverte successivement par un morceau de coton effiloché, indispensable au tissage par la larve de *P. flavitestacea* de son propre cocon de nymphose, et par un fragment de buvard humidifié (fig. 1). Tout le matériel entrant dans la fabrication de ces logettes a été préalablement stérilisé aux ultra-violets.

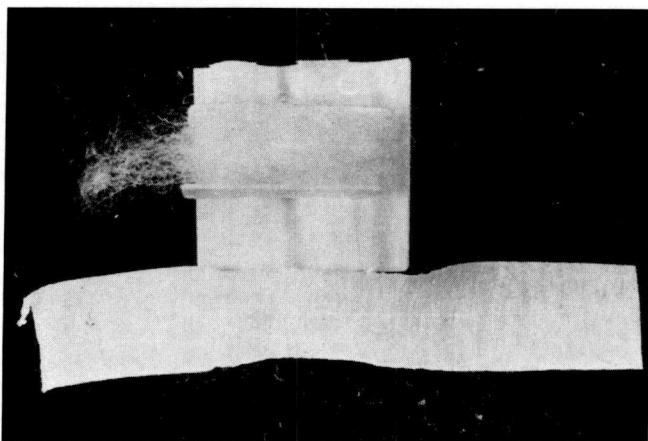
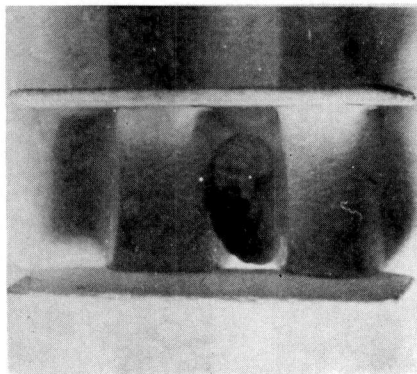


FIG. 1. — Les différents éléments entrant dans la constitution de la logette utilisée pour l'élevage des larves de dernier stade de *P. flavitestacea* en l'absence de l'hôte

(Photo : I. N. R. A., Zoologie, Antibes)

Nous avons comparé deux lots constitués, l'un par des larves dont la phase sarcophage est supprimée suivant la méthode précédente, l'autre par des larves qui sont maintenues dans le cocon hôte jusqu'au terme de la phase sarcophage puis sont transférées dans les logettes artificielles (lot témoin). Dans l'un et l'autre cas, le taux de mortalité résultant de cette manipulation peut être considéré comme négligeable. Les deux lots sont élevés jusqu'au stade adulte dans une enceinte où règnent les conditions suivantes : température de 21°C, humidité relative de 60 à 70 p. 100 et obscurité totale.

Les critères qui ont été étudiés sont successivement : la durée du développement jusqu'à la mue imaginale, la taille des imagos, puis en ce qui concerne les femelles, l'ovogenèse, la longévité, la fécondité et enfin la taille des œufs qu'elles émettent.

RÉSULTATS

1. — *La durée du développement jusqu'au stade imaginal*

Le troisième stade larvaire dont le comportement sarcophage se déclenche dès la mue ne dure que 24 heures environ à 21°C, tandis que la période nymphale s'étale sur une quinzaine de jours. Nous avons étudié ici l'effet de l'absence de la phase sarcophage sur la durée de l'ensemble de ces deux stades.

Critère	Lot			
	Sans phase sarcophage		Avec phase sarcophage	
	femelles	mâles	femelles	mâles
Durée moyenne du développement (j)	16,17 $\pm$ 2,67	14,57 $\pm$ 1,38	15,33 $\pm$ 2,73	14,87 $\pm$ 1,45
Nombre d'insectes par lot	36	30	36	30

L'analyse statistique (test F) montre que la consommation de la dépouille de la chenille hôte ne modifie pas significativement la durée du développement dans l'un ou l'autre sexe. (F = 0,66 pour les femelles, F = 0,67 pour les mâles).

2. — *Taille des adultes à l'émergence (fig. 2)*

Les adultes provenant de larves de dernier stade privées de leur hôte sont morphologiquement identiques aux témoins, seule la taille est plus petite. Pour estimer cette différence de taille, le critère de comparaison utilisé est la distance entre le front et l'extrémité postérieure des tergites abdominaux qui sont fusionnés chez cette

Critère	Lot			
	Sans phase sarcophage		Avec phase sarcophage	
	femelles	mâles	femelles	mâles
Taille moyenne des adultes (mm)	3,55 $\pm$ 0,25	3,43 $\pm$ 0,73	4,43 $\pm$ 0,25	4,02 $\pm$ 0,26
Nombre d'insectes par lot	33	34	35	30

espèce en une plaque rigide, la longueur tête-extrémité de l'abdomen n'a pas été retenue car ce dernier est plus ou moins dilaté suivant l'importance des réserves lipidiques.

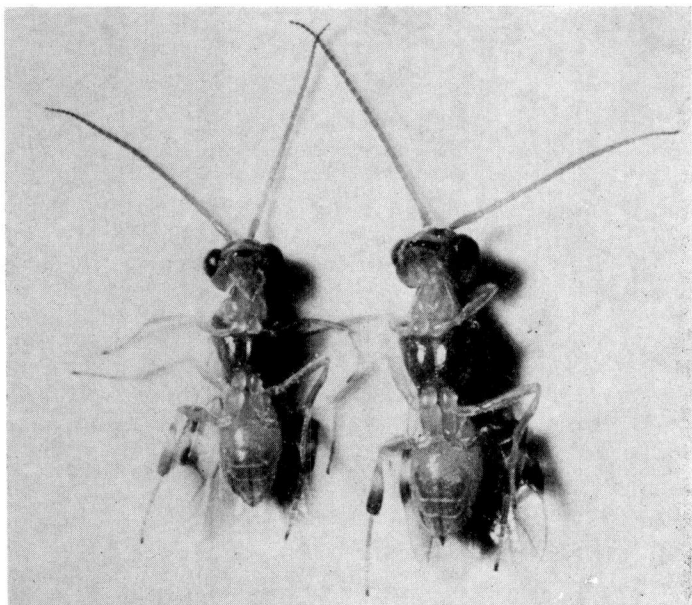


FIG. 2. — Femelles de *Phanerotoma flavitestacea* FISCHER (vue ventrale)
A gauche, femelle provenant d'une larve de troisième stade privée de son alimentation naturelle.
A droite, femelle obtenue dans des conditions normales.

(Photo : I. N. R. A., Zoologie, Antibes)

Effectivement les adultes provenant de larves de troisième stade qui n'ont pu consommer leur hôte sont très significativement plus petits que les témoins. ($F = 16,70$ pour les femelles, $F = 17,37$ pour les mâles).

3. — Durée de la période de maturation sexuelle et longévité des femelles

La vie des femelles de *P. flavitestacea* se divise en trois périodes successives : la maturation sexuelle, période très courte qui précède la ponte et pendant laquelle

Critère	Lot	
	Sans phase sarcophage	Avec phase sarcophage
Durée moyenne de la période de maturation sexuelle (j)	$2,55 \pm 1,10$	$2,45 \pm 1,10$
Nombre total de femelles par lot	20	20

les ovocytes produits durant la nymphose mûrissent, la période d'activité reproductrice caractérisée par une ponte ininterrompue et un certain rythme d'émission des œufs et la senescence, intervalle de temps précédant la mort pendant lequel les femelles ne pondent plus.

La mesure de la durée de la période de maturation sexuelle a donné les valeurs précédentes.

Dans les deux lots, la durée moyenne de la période de maturation sexuelle n'est pas significativement différente, même au seuil 5 p. 100 ($F = 1,75$).

Par contre, les résultats ci-dessous montrent que la longévité des femelles provenant de larves de troisième stade qui n'ont pu accomplir leur phase sarcophage est très significativement inférieure à celle des femelles témoins ($F = 21,02$).

Critère	Lot	
	Sans phase sarcophage	Avec phase sarcophage
Longévité moyenne (j)	$54,80 \pm 8,70$	$71,40 \pm 13,54$
Nombre total de femelles par lot	20	20

4. — *État de maturation ovarienne des femelles à la naissance et fécondité totale*

Chez les femelles qui viennent de naître les ovaires contiennent déjà de nombreuses cellules reproductrices visibles, après coloration, sous la loupe binoculaire et qui sont, soit des œufs mûrs non fécondés situés dans les calices, soit des follicules ovariens plus ou moins évolués suivant leur localisation dans les gaines ovariennes. Dans 100 ovaires, nous avons compté le nombre total de ces deux types de cellules germinales :

Critère	Lot	
	Sans phase sarcophage	Avec phase sarcophage
Nombre moyen d'œufs mûrs par femelle	$68,68 \pm 17,39$	$105,44 \pm 20,61$
Nombre moyen de follicules ovariens par femelle	$243,08 \pm 45,88$	$281,94 \pm 32,24$

Les femelles du lot sans phase sarcophage ont à la naissance des réserves en cellules reproductrices très significativement inférieures à celles des femelles témoins ($F = 23,01$).

P. flavitestacea est un parasite ovo-larvaire : la femelle pond dans l'œuf hôte, le développement de ces deux insectes étant ensuite étroitement lié jusqu'à la destruction de la chenille d'*A. kühniella* par le parasite. Pour connaître l'influence de la phase sarcophage sur la fécondité des femelles appartenant aux deux groupes précédents, nous avons offert, à chacune d'entre elles, 40 œufs hôtes par jour, pendant toute la vie, puis nous avons compté le nombre total de descendants.

Critère	Lot	
	Sans phase sarcophage	Avec phase sarcophage
Fécondité totale moyenne par femelle	991,90 $\pm$ 198,59	1 511,70 $\pm$ 270,68
Nombre de femelles par lot	10	10

Les femelles, obtenues à partir de larves de dernier stade qui n'ont pu s'alimenter naturellement, présentent une ponte totale très significativement inférieure ($F = 23,97$). L'affaiblissement de leurs aptitudes reproductrices peut résulter soit de la diminution de leurs réserves en cellules germinales au moment de leur naissance, soit de la réduction de leur taille ou de leur longévité. Par contre le rythme quotidien de ponte paraît identique dans les deux lots : il oscille entre 20 à 35 œufs par femelle et par jour.

Remarque :

Les mâles obtenus à partir de larves privées d'hôtes sont fertiles car leur croisement avec des femelles vierges normales donne les deux sexes dans la descendance alors que des femelles non accouplées engendrent uniquement des mâles.

5. — *Taille des œufs pondus par les femelles*

Nous avons mesuré la taille des œufs pondus dans un même intervalle de temps par un certain nombre de femelles appartenant aux deux groupes étudiés.

Critère	Lot	
	Sans phase sarcophage	Avec phase sarcophage
Taille moyenne des œufs (mm)	0,24 $\pm$ 0,07	0,26 $\pm$ 0,05
Nombre total d'œufs mesurés	50	50

La taille des œufs du parasite n'est pas modifiée de façon significative par l'origine des femelles ($F = 1,75$).

CONCLUSIONS

La suppression de l'alimentation au niveau de la larve de troisième stade de *P. flavitestacea* a un effet très limité sur les étapes ultérieures du développement du parasite, sur la durée de la période de maturation sexuelle des femelles, sur leur rythme de ponte et sur la taille des œufs qu'elles produisent. Par contre, les réserves en ovocytes des jeunes femelles, leur fécondité et leur longévité accusent, par rapport à des témoins, une diminution importante, en rapport peut être avec la réduction de leur taille. (PROPER, 1931 ; ROUBAUD, 1924.)

Reçu pour publication en juin 1974.

SUMMARY

INFLUENCE OF THE SUPPRESSION
OF SARCOPHAGOUS PHASE IN LARVAL FEEDING
OF *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA* FISCHER (HYM. BRACONIDAE)
ON MORPHOLOGY AND REPRODUCTION POTENTIAL OF ADULTS

The suppression of sarcophagous feeding in the third instar larvae of *Phanerotoma flavitestacea* is certainly carried over in adults, through the reduction of size and diminution of ovocytes reserves in freshly emerged females and also the longevity and fecundity. However, the duration of sexual maturity period of females and their egg laying rhythm remain unchanged.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotoma flavitestacea* (Hym., Braconidae). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyelois ceratoniae*. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **1** (4), 379-394.
- PROPER A. B., 1931. *Eupteromalus nidulans*, a parasite of the brown tail and satin moths. *Jour. agric. Res.*, **43**, 37-45.
- ROUBAUD E., 1924. Histoire des *Anacantomys*, mouches parasites des guêpes sociales. *Ann. Sc. nat. (Zool.)*, **7**, 197-248.
-

**DÉFINITION ET MISE AU POINT
DE MILIEUX ARTIFICIELS POUR L'ÉLEVAGE
IN VITRO DE *PHRYXE CAUDATA* ROND.
(DIPTERA TACHINIDAE)**

I. — SURVIE DU PARASITOÏDE SUR MILIEUX DONT LA COMPOSITION
EST BASÉE SUR CELLE DE L'HÉMOLYMPHE DE L'HÔTE

S. GRENIER, G. BONNOT et B. DELOBEL
avec la collaboration technique de Josette GUILLAUD

*Laboratoire de Biologie, I. N. R. A., Bât. 406,
Institut national des Sciences appliquées,
20, avenue Albert-Einstein,
69621 Villeurbanne*

RÉSUMÉ

Des larves néonates de *Phryxe caudata* sont cultivées sur différents milieux dont la composition, qui est donnée, est basée sur celle de l'hémolymphe de l'hôte de remplacement *Galleria mellonella*. Dans un milieu artificiel chimiquement défini, les larves demeurent vivantes et actives pendant une quarantaine de jours. L'adjonction de RNA et de vitamines permet de porter cette survie à 100 jours.

Les acides gras libres sont toxiques, mais leurs esters, de même que les extraits lipidiques de *G. mellonella* n'ont pas d'effet. Dans tous les cas aucune croissance n'a été observée. Le problème des sources d'énergie de la larve en survie est discuté.

I. — INTRODUCTION

L'intérêt des élevages d'insectes au laboratoire dans des conditions artificielles n'est plus à démontrer, mais dans la plupart des cas, la mise au point de tels élevages nécessite avant tout l'élaboration d'un aliment convenable. Dans le cas des endoparasites, c'est un véritable milieu, au sens écologique du terme, qu'il convient de définir,

c'est-à-dire un milieu qui constitue non seulement l'aliment, mais aussi l'environnement du parasite. Ces exigences entraînent des difficultés supplémentaires et font qu'actuellement seuls quelques endoparasites ont été élevés en conditions artificielles, sur différents types de milieux.

Comme SINGH (1972) le remarque dans l'introduction de sa bibliographie exhaustive sur les « milieux artificiels pour les insectes et les acariens », la terminologie utilisée par les différents auteurs pour décrire ces milieux est extrêmement confuse. Aussi nous est-il apparu utile de préciser l'acception des termes que nous utiliserons :

— *milieux naturels* : par exemple, demi-chrysalide ou hémolymphe de Piéride sur lesquels BOULETREAU (1972) obtient le développement complet de l'Hyménoptère chalcidien *Pteromalus puparum* L.

— *milieux artificiels* : parmi ces milieux, c'est-à-dire selon GUENNELON (1967) « toute préparation fabriquée par l'Homme et différant à la fois par la présentation, les caractères physiques et la composition chimique de l'aliment disponible dans la nature », nous distinguons :

les milieux artificiels bruts, c'est-à-dire comportant au moins un composant de nature complexe et chimiquement mal défini (= oligidique et méridique *pro parte* selon DOUGHERTY, 1959). Ils ont permis l'élevage de l'Hyménoptère Ichneumonide *Pimpla turionellae* L. (BRONSKILL et HOUSE, 1957) et de *Pteromalus puparum* L. (HOFFMAN, IGNOFFO et LONG, 1973).

les milieux artificiels définis, c'est-à-dire ne comportant que des substances chimiquement définies à l'exception d'une seule, dont on peut connaître la composition mais dont seule la structure est douteuse, par exemple l'acide ribonucléique ou la plupart des protéines (= semi-synthétique et synthétique *pro parte* selon HURPIN (1962), méridique *pro parte* selon DOUGHERTY (1959)). C'est sur un tel milieu qu'a été élevé le Diptère Sarcophagide, endoparasite non-obligatoire, *Agria housei* SHEWELL ⁽¹⁾ (HOUSE, 1954 a).

les milieux artificiels chimiquement définis (= holidique selon DOUGHERTY, 1959). Jusqu'ici seul YAZGAN (1972), lorsqu'il omet le RNA, a réussi à élever un endoparasite véritable (l'Ichneumonide *Itoplectis conquisitor* SAY) sur ce type de milieu.

Pour essayer de définir un milieu d'élevage, plusieurs voies sont utilisables. En raison de la complexité des milieux naturels qui hébergent les endoparasites et surtout des exigences souvent strictes de ces derniers quant à leur hôte, la méthode qui est apparue la plus rationnelle consiste à tenter de copier le milieu naturel. Comme il est admis que la larve néonate de *P. caudata* a un régime hématophage, il convient d'élaborer un milieu dont la composition chimique imite dans la mesure du possible celle de l'hémolymphe de son hôte naturel (*Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF.) ou de remplacement (*Galleria mellonella* L.).

L'hémolymphe de *G. mellonella* étant connue sous de nombreux aspects, c'est celle que nous nous sommes proposé de « reproduire » pour réaliser un milieu d'élevage de la larve néonate de *P. caudata*.

⁽¹⁾ Jusqu'en 1971, cette espèce (*A. housei* SHEWELL) a été désignée à tort sous les noms de *Agria affinis* (FALL.) et *Pseudosarcophaga affinis* (FALL.) (SHEWELL, 1971).

II. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. — Les milieux de culture

a) Composition.

Outre les données sur la composition de l'hémolymphe de *G. mellonella* (pression osmotique et pH, LAVIOLETTE et MESTRES, 1967 ; principaux cations, PLANTEVIN, 1967 ; sucres, LENAR-TOWICZ, ZALUSKA et NIEMIERKO, 1967 ; WYATT, LOUGHHEED et WYATT, 1956 ; lipides, YENDOL,

TABLEAU I

Composition du milieu de base (milieu A) en mg pour 100 ml

Acides organiques		L. aminoacides	
ac. malique	30	ac. aspartique	2,7
ac. α -cetoglutarique ..	37	asparagine	22,5
ac. succinique	6	ac. glutamique	17,6
ac. fumarique	5,5	glutamine	202,0
ac. citrique	30	cystéine	2,4
ac. pyruvique	30	phosphoéthanolamine ...	93,7
Sucres		taurine	31,3
maltose	1 500	méthionine sulfoxyde (DL)	13,2
glucose	100	thréonine	30,7
levulose	40	sérine	67,3
Sels minéraux		homosérine (DL)	2,4
NaCl	82	proline	345,0
KCl	150	citrulline	1,8
KH_2PO_4	136	glycine	21,8
$\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$	370	alanine	43,7
CaCl_2	166	ac. α -aminobutyrique (DL)	41,2
Oligoéléments		valine	20,0
KI	0,02	méthionine	49,2
$\text{Co}(\text{CH}_3\text{CO}_2)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$..	0,02	isoleucine	5,2
$\text{Mn}(\text{CH}_3\text{CO}_2)_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$..	5,5	leucine	9,2
$\text{Cu}(\text{CH}_3\text{CO}_2)_2 \cdot \text{H}_2\text{O}$..	0,2	tyrosine	1,8
$\text{Fe}(\text{NO}_3)_3 \cdot 9\text{H}_2\text{O}$	8,9	phénylalanine	6,6
$\text{Zn}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$	2,3	β -alanine	8,0
Bases		homocystine (DL)	5,4
adénine	5	ac. γ -aminobutyrique ...	6,2
thymine	5	ornithine	16,8
guanine	15	lysine	92,1
cytosine	15	methylhistidine	1,9
uracyle	15	histidine	111,0
Divers		arginine	27,4
ATP	60	tryptophane	20,0
Glutathion	10	Vitamines	
glucosamine	15,1	thiamine (B_1)	0,001
éthanolamine	4,2	riboflavine (B_2)	0,001
choline, HCl	100	pyridoxine (B_6)	0,001
		cyanocobalamine (B_{12}) ...	0,001
		biotine (H)	0,001
		acide ascorbique (C)	0,20
		acide nicotinique	0,001
		panthotenate de Ca	0,001
		acide folique	0,001
		inositol	0,20

NaOH/KOH q.s.p. pH 6,6 ; eau bidistillée q.s.p. $p\text{O}$ 370 mOsm.

1970 et acides aminés, BONNOT et DELOBEL, 1970), nous nous sommes référés, pour les autres caractéristiques, à une littérature plus générale (acides organiques, WYATT, 1956 ; oligoéléments, CRESS et CHADA, 1971 ; vitamines, HOUSE, 1954 *b*, LANDUREAU et GRELLLET, 1972 ; acides nucléiques et autres, HOUSE, 1954 *c*, 1964).

Les différentes préparations utilisées dérivent toutes d'un milieu de base artificiel chimiquement défini (A) dont la composition est donnée au tableau 1. Les formulations des autres milieux testés se déduisent du tableau 2.

TABLEAU 2

Composition des milieux

Pour chaque milieu le pH est ajusté à 6,6 et la *pO* à 370 mOsm

Milieux	Milieu de référence	Modifications apportées à la composition du milieu choisi comme référence (en mg pour 100 ml de milieu)
A'	A	moins : bases puriques et pyrimidiques, ATP, choline, vitamine B ₁₂ et oligoéléments. phosphoéthanolamine ramenée à 36 mg et taurine portée à 81,3.
B	A	plus : RNA (100)
B'	B	dilué de moitié avec de l'eau bidistillée (<i>pO</i> ajustée à 370 mOsm avec NaCl et KCl tels que (Na)/(K) = 1/2).
C	B	moins : taurine maltose ramené à 750 mg, doses de chaque vitamine multipliées par 2. plus : tréhalose (750).
D	C	dose de vitamines augmentée (B ₁ : 0,2 ; B ₂ : 0,2 ; B ₆ : 0,2 ; B ₁₂ : 0,12 ; H : 0,003 ; C : 0,8 ; ac. nicotinique : 0,2 ; pantothenate de Ca : 0,4 ; ac. folique : 0,2 ; inositol : 1,4).
E	B	moins : taurine doses de vitamines augmentées, comme en D.
AL	A	plus : ac. linoléique (100), ac. linolénique (100), cholestérol (50), twen 80 (5), vitamine A (1) et vitamine E (0,1).
AG	A	plus : ac. oléique (400) ou ac. linoléique (400) ou ac. linolénique (400).
AM	A	plus : esters méthyliques : palmitate (50), stéarate (30) et linoléate (20).
BL	B	plus : ac. oléique (200), ac. palmitique (100), ac. linoléique (60), ac. stéarique (40), ac. linolénique (20), cholestérol (10), vitamine A (1), vitamine E (0,1) en solution dans l'éther.
BH	B	plus : extrait lipidique de <i>Galleria mellonella</i> (300).

b) *Préparation.*— *Milieux à composants exclusivement hydrosolubles.*

Les composants énumérés dans le tableau 1 sont dissous dans l'ordre, dans un minimum d'eau bidistillée, à l'exception des produits phosphorylés, qui sont dissous à part et ajoutés en dernier lieu à la solution précédente. Les oligoéléments et les vitamines à faible concentration sont ajoutés sous forme de solution concentrée. Ensuite le pH est ajusté à 6,6 avec une solution de soude et de potasse (NaOH 2N : 1 vol., KOH 2N : 2 vol.) et la pression osmotique (*pO*) amenée à 370 milliosmoles avec de l'eau bidistillée.

Après vérification du pH, la préparation est stérilisée par filtration sur membranes Gelman^R 0,45 μ . Il faut remarquer que la faible solubilité de certaines bases puriques et du RNA dans ces conditions de pH conduit à une élimination partielle de ces composants lors de la filtration.

— *Milieux avec composants liposolubles.*

L'adjonction de substances liposolubles au milieu de référence (tabl. 2) peut se faire avec ou sans l'aide d'un agent émulsifiant. De plus, selon le mode de stérilisation et le moment où elle est pratiquée, la composition réelle du milieu utilisé pourra différer sensiblement de sa composition initiale. Ainsi, les composants liposolubles incorporés en solution dans l'éther, sans agent tensio-actif, ne donnent qu'une émulsion grossière et restent en grande partie sur le filtre. Tel est le cas pour le milieu BL.

La stérilisation par autoclavage employée pour les milieux de type AG permet d'éviter cet écueil, mais elle pourrait entraîner une dégradation incontrôlée de certains produits thermolabiles. Toutefois, au cours d'essais non-rapportés ici, nous n'avons pas mis en évidence de différence imputable au mode de stérilisation (filtration ou autoclavage), avec les critères dont nous disposons. L'emploi de l'autoclavage n'a pas été généralisé en raison du doute qu'il laisse planer quant à la composition finale du milieu.

L'utilisation de Tween 80 comme agent émulsifiant permet d'obtenir des suspensions fines et stables qui filtrent aisément (milieu AL).

Enfin, les lipides de *G. mellonella*, obtenus par extraction acétonique à froid d'un broyat total de chenilles sont stérilisés par filtration avant leur incorporation à l'hydrosol (milieu BH).

Quant au milieu AM, les esters méthyliques d'acides gras sont suffisamment solubles, aux concentrations utilisées, pour permettre une filtration correcte.

2. — Préparation des larves.

Les adultes de *P. caudata* proviennent d'un élevage de masse, entretenu au laboratoire depuis 1968, sur l'hôte de remplacement *G. mellonella* (DELOBEL et LAVIOLETTE, 1969 ; DELOBEL, 1970). Les femelles fécondées, privées d'hôtes, sont utilisées une dizaine de jours après leur émergence. Dans ces conditions, leur utérus renferme une forte proportion de larves prêtes à éclore (GRENIER, 1973). Toutes les opérations ultérieures sont effectuées dans un local aseptique et à l'aide de matériel stérilisé.

Les femelles, tuées et stérilisées par immersion dans une solution alcoolique de Cetavlon^R (à 1 p. 1000), sont disséquées sur un morceau de papier filtre. L'utérus, après trempage dans l'éthanol à 70°, est séché sur papier filtre puis rincé successivement dans trois gouttes de liquide physiologique ⁽¹⁾ disposées sur une lame de microscopie.

Dans la dernière goutte, il est ensuite incisé et les œufs en sont expulsés par une délicate pression exercée à l'aide d'une aiguille montée. Les œufs, prélevés avec un tube capillaire (pour micro-hématocrite) affilé, sont mis à éclore dans quelques ml de liquide physiologique. Les larves néonates sont transférées à la micropipette et rincées dans 2 ou 3 ml de milieu de culture ; elles sont alors prêtes pour la transplantation définitive.

3. — Mise en culture

Le milieu choisi est réparti dans des boîtes de Pétri siliconées de 6 cm de diamètre, à raison de 5 à 6 gouttes par boîte. L'humidité est entretenue dans chacune d'elles par un tampon salivaire imbibé de liquide physiologique et non d'eau distillée pour limiter la dilution du milieu par diffusion gazeuse. Chaque goutte reçoit une larve. L'ensemble des boîtes de Pétri est placé à l'obscurité dans un incubateur à atmosphère saturée d'eau dont la température est maintenue à $22 \pm 0,5^\circ\text{C}$.

III. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

De très nombreux essais furent effectués mais certains d'entre eux ont été rendus inexploitable par d'importantes contaminations. En particulier, nous avons noté une prolifération bactérienne dans toutes les gouttes contenant des larves issues de certaines femelles porteuses de germes ⁽²⁾. Ainsi une trentaine d'essais seulement ont

⁽¹⁾ Pour la composition du liquide physiologique et divers détails techniques (GRENIER, DELOBEL et BONNOT, 1973).

⁽²⁾ Il s'agit en particulier de *Serratia marcescens* aimablement identifiée par M. G. NOVEL.

été retenus, et parmi ces derniers, quinze sont pris en considération dans cet exposé ; ils portent sur l'observation de plus de six cents larves.

En l'absence de croissance, la survie des larves est le seul critère retenu pour l'expression des résultats, lesquels sont regroupés sur les figures 1 a et 1 b. Il faut remarquer que dans ces conditions les larves émettent cependant des excréments solides se présentant sous la forme d'un cylindre très allongé qui peut dépasser la longueur de la larve. Les survies sont exprimées en pourcentage de larves vivantes par rapport au nombre de larves mises en culture, déduction faite de la mortalité accidentelle intervenant le jour suivant la transplantation. Pour comparer les durées moyennes de survie dans les différents milieux on conviendra de mesurer celles-ci au moment où la mortalité atteint 50 p. 100. Nous avons également considéré la durée maximum de survie.

1. — Milieux à composants hydrosolubles seuls

— le milieu de base, A (milieu artificiel chimiquement défini), permet une survie moyenne de 24 jours et une survie maximum de 40 jours (fig. 1 a, courbe A). Le milieu simplifié (A') fournit des résultats très voisins : pour les trois répétitions effectuées, les survies moyennes varient de 18 à 21 jours (fig. 1 a, courbe A').

— l'adjonction de RNA au milieu de base, double les survies moyenne et maximum qui sont portées respectivement à 46 et 80 jours (fig. 1 a, courbe B). Il semble donc que le RNA joue un rôle important dans la survie des larves néonates de *P. caudata*, et qu'il ne puisse pas être remplacé par un mélange de bases puriques et pyrimidiques. D'ailleurs HOUSE (1958) révèle le rôle non indispensable mais cependant favorable du RNA sur la croissance d'*Agria housei* SHEWELL. Selon YAZGAN (1972), par contre, le RNA n'a pas d'action sur celle d'*Itopectis conquisitor*.

— la dilution de moitié des composants organiques du milieu B ne modifie pas la survie des larves (survie moyenne 53 jours, maximum 78 jours) : figure 1 a, courbe B'. Lorsque le pH et la pO sont maintenus corrects, la concentration en substances organiques peut largement varier sans influencer sur la survie des larves.

— les comparaisons des courbes B et E d'une part, C et D d'autre part, montrent principalement l'action des vitamines sur la survie des larves (fig. 1 a). L'application de doses 100 fois plus fortes de vitamines permet d'obtenir des survies moyennes de 73 et 82 jours avec une survie maximum atteignant 100 jours. Remarquons que les milieux B et E diffèrent à la fois par les vitamines et par la taurine dont l'omission (en E) ne semble pas avoir d'effet important. L'effet favorable des fortes doses de vitamines est à rapprocher de celui observé sur certaines cultures de tissus, notamment par LANDUREAU et GRELLET (1972).

— le tréhalose, qui est le principal glucide de l'hémolymph de *G. mellonella*, a été utilisé en remplacement de la moitié du maltose (milieux C et D). Cette substitution s'est révélée plutôt néfaste à la survie ainsi que le montre la comparaison entre les courbes D et E. Dans le cas du milieu C, l'effet du tréhalose est masqué par celui d'une légère augmentation des vitamines.

2. — Milieux avec composants liposolubles

Il est admis généralement que les insectes ont des exigences nutritionnelles pour certaines substances liposolubles, particulièrement en ce qui concerne les stérols.

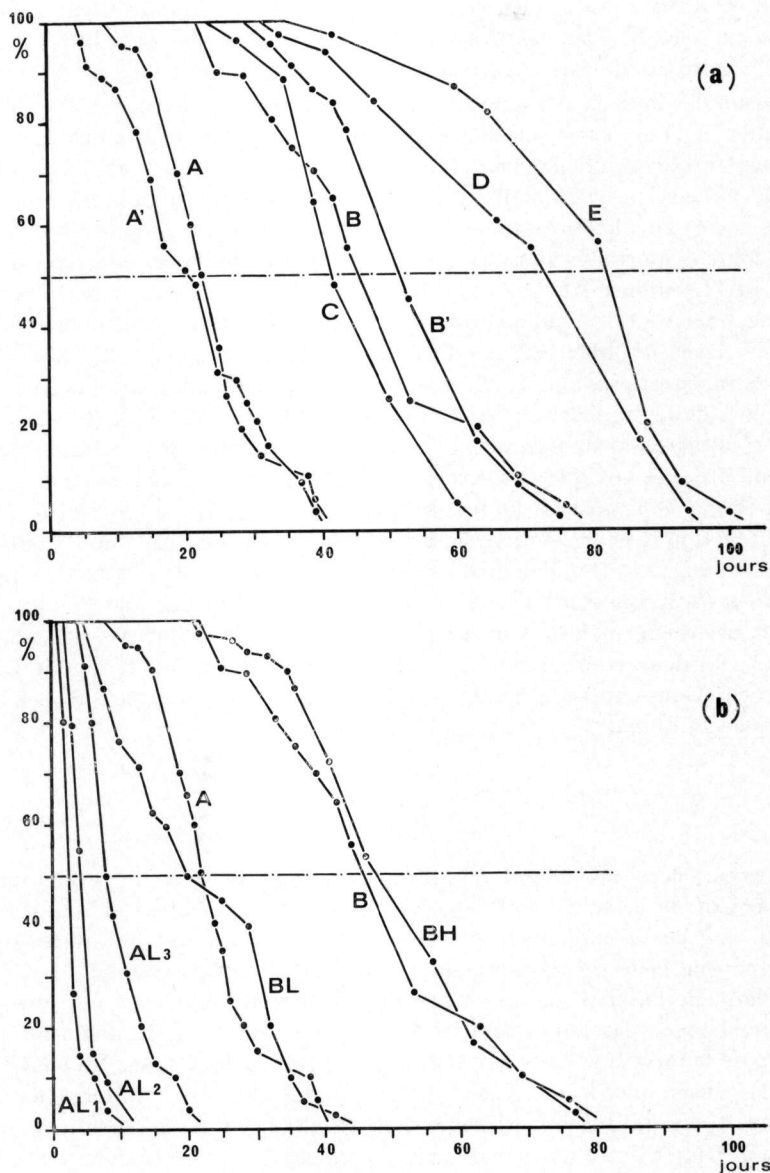


FIG. 1. — Pourcentages de survie, en fonction du temps, des larves du premier stade de *Phryxe caudata* ROND. en milieux artificiels définis, avec composants hydrosolubles seuls (a) et hydrosolubles plus liposolubles (b)

Les lettres correspondent aux milieux définis dans les tableaux 1 et 2. Les courbes AL₁, AL₂ et AL₃ concernent des essais effectués en milieu AL avec des larves ayant séjourné respectivement 0, 1 ou 3 jours dans *Galleria mellonella* L. La courbe AM n'est pas représentée car elle se confond graphiquement avec la courbe A.

Les acides gras insaturés sont souvent indispensables pour la croissance ou pour l'obtention d'imagos normaux. (FRAENKEL et BLEWETT, 1946 ; HOUSE, 1958 ; CHIPPENDALE et REDDY, 1972). En conséquence nous avons ajouté divers liposolubles aux milieux A et B. Tous les essais réalisés avec des acides gras libres ont révélé, dans les conditions de nos expériences, une grande toxicité de ces substances. La comparaison des milieux AL₁ (courbe AL₁, fig. 1 b) et BL₁, aux milieux hydrosolubles homologues A et B révèle une nette diminution de la longévité des larves. Nous avons montré que ce phénomène était imputable aux acides gras libres par l'utilisation de milieux ne contenant qu'un acide gras comme liposoluble (milieu AG). Les trois acides gras libres testés se sont révélés hautement toxiques et ont entraîné en deux jours la mortalité quasi totale des larves avec des doses effectives de 400 mg par 100 ml. Le milieu AL₁ (courbe AL₁, fig. 1 b), contenant 200 mg d'acides gras détermine une mortalité un peu moins brutale qui atteint cependant 100 p. 100 à 10 jours. Dans le milieu BL₁ contenant théoriquement 420 mg d'acides gras pour 100 ml, la survie est plus longue car, une partie, non quantifiée, des liposolubles a été éliminée lors de la stérilisation par filtration (cf. Matériel et Méthodes).

Ces résultats vont dans le même sens que ceux obtenus par certains auteurs qui constatent un effet toxique des acides gras libres sur *A. housei* SHEWELL (HOUSE, 1967) ou *Musca domestica* L. (QURASHI, 1971).

L'adjonction d'esters méthyliques d'acides gras (milieu AM) ne modifie en rien la survie obtenue dans le milieu de référence (courbe A, fig. 1 b). Les extraits lipidiques de *G. mellonella* L. qui contiennent essentiellement des triglycérides (YENDOL, 1970), s'ils n'ont pas d'effet néfaste sur la survie de *P. caudata*, n'ont pas non plus d'effet bénéfique : les deux courbes B et BH (fig. 1 b) sont similaires. Il semble donc que, dans ces conditions expérimentales, les lipides ne soient pas indispensables à la survie des larves de *P. caudata*.

CONCLUSION

Ces expériences ont montré que les milieux expérimentés ne permettent pas le développement de la larve de *P. caudata* mais assurent seulement une survie sans croissance qui, sur le milieu de base A, atteint 40 jours, soit une durée deux fois plus longue que celle du développement larvaire chez *G. mellonella*. Cette survie, pendant laquelle la larve manifeste une intense activité motrice, peut être considérablement allongée par adjonction de RNA et de vitamines. Le maintien de cette activité pose le problème des sources du métabolisme énergétique. En effet, si on se réfère à la consommation d'oxygène des larves de *Calliphora erythrocephala* (MEYER et SCHAUB, 1973) ou de *Nemeritis canescens* (FISHER, 1963), le calcul conduit, pour une larve de 6 µg, à l'utilisation d'environ 0,5 µmoles d'O₂, correspondant à la consommation de 30 µg de glucose pour une survie de 100 jours. On doit alors supposer un prélèvement sur le milieu. Le rôle favorable du RNA pourrait être lié à un apport d'énergie sous forme de nucléotides. Quant à l'effet d'un excès de vitamines, il demeure difficile à interpréter en l'absence de croissance.

Le prélèvement de milieu semble s'effectuer par voie buccale plutôt que par voie tégumentaire ainsi que le suggère l'excrétion constatée. D'ailleurs les observations de BILIORI (1956) vont dans le même sens lorsqu'il rapporte que le tube digestif

de la jeune larve de *P. caudata* dans son hôte naturel *T. pityocampa*, prend une teinte verdâtre, attestant une ingestion d'hémolymph (verte chez la processionnaire du pin) alors qu'aucune croissance n'est notée. Il semble donc que l'on retrouve un phénomène analogue de prise de nourriture sans croissance dans la nature comme *in vitro*. Ce phénomène pourrait être la conséquence d'un blocage consécutif à l'existence de facteurs hormonaux, voire éthologiques, ou être uniquement dû à des facteurs d'ordre nutritionnel.

L'étude du mécanisme de blocage de la croissance sur milieux artificiels, définis, relativement simples, pourrait aider à la compréhension du déterminisme de certains arrêts de développement observés dans les conditions naturelles.

Reçu pour publication en mai 1974.

REMERCIEMENTS

Nous remercions M. LAVIOLETTE de son soutien et de ses judicieux conseils.

SUMMARY

DEFINE ARTIFICIAL MEDIA TO CULTIVATE
PHRYXE CAUDATA ROND. (DIPTERA, TACHINIDAE) IN VITRO.

I. — PARASITE SURVIVAL ON MEDIA THE COMPOSITION OF WHICH
IS BASED UPON THE HOST'S HAEMOLYMPH

New hatched larvae of *Phryxe caudata* have been cultivated on different media, the given composition of which is based upon that of the host's haemolymph. In a chemically defined artificial medium, the larvae are kept alive and brisk for about forty days. When RNA and vitamins are added to that medium, the survival reaches a hundred days. Free fatty acids are toxic, but their esters as well as lipid extracts of *G. mellonella* have no effect. In any case no growth has been observed. The problem of energy sources of the surviving larva is discussed.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BILIOTTI E., 1956. Biologie de *Phryxe caudata* RONDANI. (Dipt. *Larvaevoridae*) parasite de la chenille processionnaire du pin (*Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF.). *Rev. Pathol. vég. Entomol. agric.*, **35**, 50-65.
- BOULETREAU M., 1972. Développement et croissance larvaires en conditions semi-artificielles et artificielles chez un Hyménoptère entomophage : *Pteromalus puparum* L. (CHALC.). *Entomophaga*, **17**, 265-273.
- BONNOT G., DELOBEL B., 1970. Étude de la nutrition azotée de *Phryxe caudata* R. Tachinaire parasite de *Thaumetopoea pityocampa*. I. Comparaison des amino-acidémies de deux hôtes possibles : *T. pityocampa* et *G. mellonella* à différents stades physiologiques. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 595-605.
- BRONSKILL J.-F., HOUSE H.-L., 1957. Notes on rearing a pupal endoparasite, *Pimpla turionellae* (L.) (Hymenoptera : Ichneumonidae), on unnatural food. *Can. Ent.*, **89**, 483.
- CRESS D.-C., CHADA H.-L., 1971. Development of a synthetic diet for the Greenbug, *Schizaphis graminum*. II. Greenbug development is affected by zinc, iron, manganese, and copper. *Ann. ent. Soc. Am.*, **64**, 1240-1244.
- CHIPPENDALE G.-M., REDDY G. P. V., 1972. Polyunsaturated fatty acid and sterol requirements of the south-western corn borer *Diatraea grandiosella*. *J. Insect Physiol.*, **18**, 305-316.
- DELOBEL B., 1970. *Galleria mellonella* L., hôte de remplacement pour *Phryxe caudata* ROND. (Dipt. *Larvaevoridae*) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, **2**, 373-379.

- DELOBEL B., LAVIOLETTE P., 1969. Élevage de *Phryxe caudata* ROND. (Larvaevoridae) parasite de *Thaumetopoea pityocampa* SCHIFF. sur un hôte de remplacement : *Galleria mellonella*. C. R. Acad. Sci. Paris, série D, **268**, 2436-2438.
- DOUGHERTY E.-C., 1959. Introduction to axenic culture of invertebrate metazoa : a goal. Ann. New-York Acad. Sci., **77**, 27-54.
- FISHER R.-C., 1963. Oxygen requirements and the physiological suppression of supernumerary insect parasitoids. J. exp. Biol., **40**, 531-540.
- FRAENKEL G., BLEWETT M., 1946. Linoleic acid, vitamin E and other fat soluble substances in the nutrition of certain insects (*Ephestia kuehniella*, *E. elutella*, *E. cautella*, and *Plodia interpunctella* (Lep.)). J. exp. Biol., **22**, 172-190.
- GRACE T. D. C., 1958. Effects of various substances on growth in silkworm tissues. Austr. J. Biol. Sci., **11**, 401-417.
- GRENIER S., 1973. Influence de l'accouplement sur la descente des œufs dans l'utérus du parasite *Phryxe caudata* RONDANI (Diptera Tachinidae). Ann. Zool. Écol. anim., **5**, 379-384.
- GRENIER S., DELOBEL B., BONNOT G., 1974. Développement et croissance pondérale de *Phryxe caudata* ROND. (Diptera, Tachinidae) sur *Galleria mellonella* L. Influence de l'âge de l'hôte. Ann. Zool. Écol. anim., **6**, 61-79.
- GUENNELON G., 1967. L'alimentation artificielle des insectes. Revue Zool. agr. appl., **66**, 20-28.
- HOFFMANN J.-D., IGNOFFO C.-M., LONG S.-H., 1973. In vitro cultivation of an endoparasitic wasp, *Pteromalus puparum*. Ann. ent. Soc. Am., **66**, 633-634.
- HOUSE H.-L., 1954 a. Nutritional studies with *Pseudosarcophaga affinis* (FALL.), a dipterous parasite of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (CLEM.). I. A chemically defined medium and aseptic culture technique. Can. J. Zool., **32**, 331-341.
- HOUSE H.-L., 1954 b. Nutritional studies with *Pseudosarcophaga affinis* (FALL.), a dipterous parasite of the spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (CLEM.) II. Effects of eleven vitamins on growth. Can. J. Zool., **32**, 342-349.
- HOUSE H.-L., 1954 c. Nutritional studies with *Pseudosarcophaga affinis* (FALL.), a dipterous parasite of the spruce budworm, *Choristoneura fumiferana* (CLEM.). IV. Effects of ribonucleic acid, glutathione, dextrose, a salt mixture, cholesterol, and fats. Can. J. Zool., **32**, 358-365.
- HOUSE H.-L., 1958. Nutritional requirements of insect associated with animal parasitism. Exp. Parasitology, **7**, 555-609.
- HOUSE H.-L., 1964. Effects of dietetic nucleic acids and components on growth of *Agria affinis* (FALLEN) (Diptera : Sarcophagidae). Can. J. Zool., **42**, 801-806.
- HOUSE H.-L., 1967. The nutritional status and larvicidal activities of C₆ to C₁₄ saturated fatty acids in *Pseudosarcophaga affinis* (Diptera : Sarcophagidae). Can. Ent., **99**, 384-392.
- HURPIN B., 1962. Alimentation, développement et fécondité chez les Insectes. Ann. Nutr. Aliment., **16**, 153-200.
- LANDUREAU J.-C., GRELLET P., 1972. Nouvelles techniques de culture in vitro de cellules d'Insectes et leurs applications. C. R. Acad. Sci. Paris, Série D, **274**, 1372-1375.
- LAVIOLETTE P., MESTRES G., 1967. Les variations du pH et de la pression osmotique de l'hémolymph de *Galleria mellonella* L. C. R. Acad. Sci. Paris, Série D, **265**, 979-982.
- LENARTOWICZ E., ZALUSKA H., NIEMIERSKI S., 1967. Carbohydrates in the wax moth during development. Acta biochem. Polonica, **14**, 267-275.
- MEYER S. G. E., SCHAUB G., 1973. Der respiratorische Stoffwechsel von Calliphoridaenlarven in Beziehung zu Temperaturadaptation und Regulation. J. Insect Physiol., **19**, 2183-2198.
- PLANTEVIN G., 1967. Dosages de Na⁺, K⁺, Ca²⁺ et Mg²⁺ de l'hémolymph de *Galleria mellonella* L. par spectrophotométrie de flamme. J. Insect Physiol., **13**, 1907-1920.
- QURAISHI M.-S., 1971. Toxic and teratogenic effects of saturated and unsaturated fatty acids on House Fly larvae. J. econ. Ent., **64**, 787-795.
- SHEWELL G.-E., 1971. On the type of *Agria*, with description of a new nearctic species (Diptera : Sarcophagidae). Can. Ent., **103**, 1179-1191.
- SINGH P., 1972. Bibliography of artificial diets for insects and mites. Bull. 209 New Zealand Department of Scientific and Industrial Research, 1-75.
- VANDERZANT E. S., KERUR D., REISER R., 1957. The role of dietary fatty acids in the development of the pink bollworm. J. econ. Ent., **50**, 606-608.
- WYATT G.-R., LOUGHHEED T.-C., WYATT S. S., 1956. The chemistry of insect hemolymph. Organic components of the hemolymph of the silkworm, *Bombyx mori*, and two other species. J. Gen. Physiol., **36**, 853-868.
- WYATT S.-S., 1956. Culture in vitro of tissue from the silkworm *Bombyx mori*. J. Gen. Physiol., **39**, 841-852.
- YAZGAN S., 1972. A chemically defined synthetic diet and larval nutritional requirements of the endoparasitoid *Itopectis conquisitor* (Hymenoptera). J. Insect Physiol., **18**, 2123-2141.
- YENDOL W.-G., 1970. Fatty acid composition of *Galleria* larvae, hemolymph, and diet. (Lepidoptera : Galleriidae). Ann. ent. Soc. Am., **63**, 339-341.

SENSIBILITÉ DES HYMÉNOPTÈRES BRACONIDES
APANTELES GLOMERATUS
ET *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA*
AU COMPLEXE SPORES-CRISTAUX
DE *BACILLUS THURINGIENSIS* BERLINER

Danièle MARCHAL-SEGAULT

Station de Lutte biologique, I. N. R. A.,
Domaine de La Minière, Guyancourt,
78000 Versailles

RÉSUMÉ

Ce travail porte sur la toxicité relative du complexe spores-cristaux de *Bacillus thuringiensis* sur les adultes de deux Hyménoptères entomophages : *Apanteles glomeratus* et *Phanerotoma flavitestacea*. L'action défavorable de la charge inerte servant de support aux préparations bactériennes est aussi étudiée. Les résultats obtenus avec des concentrations élevées et dans des conditions de contact ou d'ingestion permanents des préparations bactériennes ne correspondent pas à l'utilisation normale de *B. thuringiensis* comme agent de lutte biologique contre les chenilles défoliatrices.

L'étude que nous avons entreprise, des interactions entre les Hyménoptères *Apanteles glomeratus* L. (Braconidae, Microgasterinae), et *Phanerotoma flavitestacea* F. (Braconidae, Cheloninae), parasites respectifs des chenilles de *Pieris brassicae* L. (Pieridae), et *Anagasta kuehniella* ZELL. (Pyralidae), et la bactérie *Bacillus thuringiensis* BERLINER, pathogène pour les larves de Lépidoptères (MARCHAL-SEGAULT, 1972), nous a conduit à considérer la toxicité des préparations bactériennes à l'égard des entomophages adultes.

Dans ce travail, nous n'avons envisagé que l'action du complexe pathogène formé par les spores bactériennes et les cristaux protéiques toxiques ou endotoxine qui les accompagnent. La toxicité du complexe spores-cristaux de *B. thuringiensis* sur les Hyménoptères adultes a été étudiée principalement sur l'Abeille domestique, *Apis mellifica* L. LECOMTE et MARTOURET (1959), KRIEG et HERFS (1963-1964),

MARTOURET et EUVERTE (1964), CELLI et GIORDANI (1967) ont mis en évidence la sensibilité de cet insecte aux préparations de spores-cristaux, mais l'action toxique n'apparaît qu'à des concentrations élevées, 20 000 UB/g ⁽¹⁾ d'aliment soit 4 p. 100 du poids de l'aliment (MARTOURET et EUVERTE) et 10⁸ spores par ml (KRIEG et HERFS).

Les études concernant la sensibilité des entomophages adultes, prédateurs ou parasites, sont moins nombreuses : AYYAR (1961), ANKERSMIT *et al.* (1962), DOANE et HITCHOOK (1964), JAUQUES (1965). SCHEPETILNIKOVA et FEDORINTCHIK (1964, 1968) ont employé contre les ravageurs du Chou, la préparation industrielle Entobactérine 3, sans conséquences fâcheuses pour l'entomophage *Trichogramma* sp. De même, ISAKOVA, 1964, signale qu'une culture de *Bacillus cereus* var. *galleriae*, espèce voisine de *B. thuringiensis*, s'est révélée inoffensive vis-à-vis de plusieurs Hyménoptères auxiliaires, parmi lesquels *Apanteles glomeratus* L.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nous avons réalisé la contamination des entomophages adultes selon des modalités différentes, en fonction de leur comportement respectif. *Phanerotoma flavitestacea* pond dans les œufs d'*Anagasta kuehniella*, la Teigne de la farine : en mettant à la disposition des Hyménoptères de la farine traitée à différentes concentrations de préparation bactérienne, nous favorisons une contamination par contact des éléments pathogènes avec le tégument et les zones intersegmentaires. Secondairement, l'entomophage peut s'intoxiquer par ingestion au cours de ses fréquentes toilettes. Les besoins nutritifs sont assurés par du miel pur et de l'eau, selon la technique employée par BILIOTTI et DAUMAL (1969).

Apanteles glomeratus, parasite des chenilles de la Piéride du Chou, *Pieris brassicae*, est alimenté avec de l'eau miellée à 50 p. 100, contaminée à différentes concentrations de préparation bactérienne, et renouvelée chaque jour.

Les traitements ont été effectués, d'une part avec la « Bactospéine », préparation industrielle de référence VT 2725, CL 7232, titrant 700 UB par mg de poudre, d'autre part avec les différents constituants des préparations bactériennes, spores, cristaux, et charge inerte à base de Bentonite, servant de support aux préparations. Pour chaque expérience, nous disposons de lots constitués par tirage au sort, groupant 2 à 4 répétitions qui comprennent chacune 40 à 50 individus nouvellement formés.

RÉSULTATS

Action de la « Bactospéine »

Les contrôles de la mortalité obtenue avec l'emploi de la « Bactospéine » aux concentrations de 1 et 5 p. 100, nous indiquent une action toxique à la fois chez *P. flavitestacea* (fig. 1), et chez *A. glomeratus* (fig. 2). La longévité des adultes de *P. flavitestacea*, qui atteint normalement 90 jours, dépasse ici 70 jours dans le lot témoin, où les parasites étaient au contact de farine non traitée. Cette longévité n'est que de 34 jours maximum pour les individus des lots traités à 1 p. 100 et de 20 jours pour ceux des lots traités à 5 p. 100. Une mortalité immédiate de 10 p. 100 des individus dans tous les lots, est consécutive aux diverses manipulations. On observe

⁽¹⁾ UB : Unité d'activité biologique, définie selon les techniques mises au point par BONNEFOI *et al.* (1958) et BURGERJON (1959).

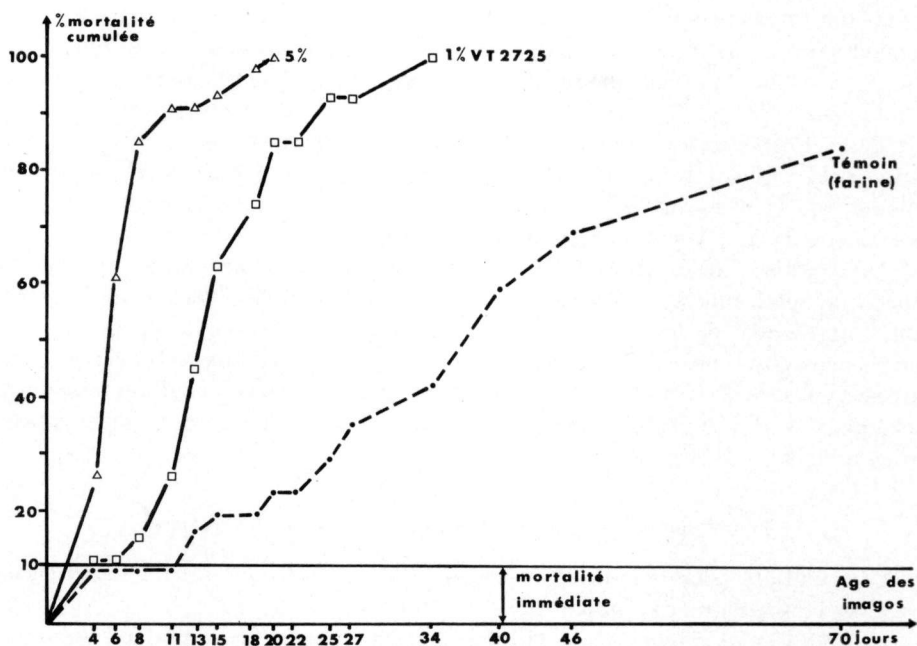


FIG. 1. — Courbes de mortalité des imagos de *Phanerotoma flavitestacea* F., obtenues après un contact continu avec la préparation de *Bacillus thuringiensis* BERLINER, VT 2725, CL 7232, aux concentrations de 1 et 5 p. 100.

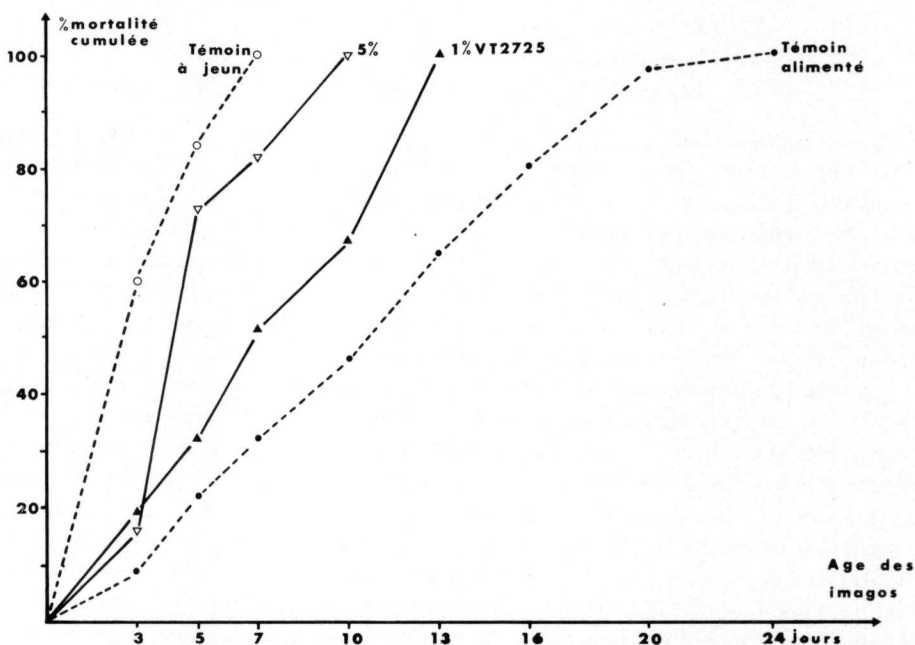


FIG. 2. — Courbes de mortalité des imagos d'*Apanteles glomeratus* L., obtenues après ingestion continue de la préparation de *Bacillus thuringiensis* BERLINER, VT 2725, CL 7232, aux concentrations de 1 et 5 p. 100.

ensuite une intensité croissante de la réponse, en fonction des concentrations, s'accompagnant d'un temps de latence plus long chez les individus traités à la plus faible dose ; ceci suggère une certaine résistance des entomophages et l'existence d'un seuil de tolérance.

Chez *A. glomeratus*, les courbes de mortalité obtenues donnent des résultats comparables : les adultes qui vivent normalement 15 à 20 jours, meurent rapidement dans les lots traités, surtout à la concentration 5 p. 100. Cependant, la mortalité reste inférieure à celle obtenue par un jeûne prolongé.

Des frottis réalisés après la mort des Hyménoptères, ne permettent pas de déceler une septicémie à *B. thuringiensis*, chez *Apanteles* et chez *Phanerotoma*. Cependant, nous avons parfois trouvé quelques formes végétatives de ce germe. Par contre, nous observons souvent une septicémie avec de nombreuses bactéries cocci-formes, peut-être responsables de la mort ; il s'agirait dans ce cas d'une maladie à enchaînement (VAGO, 1959). Mais ces bactéries peuvent aussi s'être développées, secondairement, après la mort.

Action des différents constituants de la « Bactospéine »

Ces résultats nous ont incité à étudier, dans une seconde série d'expériences, l'effet des constituants des préparations bactériennes.

Les adultes de *Phanerotoma* ont été mis en présence des produits suivants, mélangés avec la farine à raison de 2 p. 100 en poids :

- Lots : A : Charge inerte de la préparation VT 2725, CL 703
- B : Charge inerte de la préparation VT 2719
- C : Préparation de spores de *B. thuringiensis* B. sp. 304
- D : Préparation d'endotoxine cristalline Cr. 304
- E : Préparation du complexe spores-cristaux SpCr. 304

Nous disposons en plus d'un lot témoin avec farine blanche et d'un lot sans farine. Les résultats des lots témoins étant identiques, nous les avons regroupés : la mortalité des imagos dans les lots traités ne peut être attribuée à la présence de la farine. De même, les résultats obtenus dans les lots A et B, avec la charge inerte, étant identiques, nous les avons regroupés dans la figure 3. La présence de la charge provoque une mortalité significative à moins de 1/1 000 par rapport aux témoins. Dans les lots C et D, la mortalité est moindre, et n'est significative par rapport aux témoins que pour les insectes du lot D, en contact avec les cristaux toxiques.

Le contact prolongé des différents constituants des préparations de *B. thuringiensis* avec un entomophage tel que *Phanerotoma*, met en évidence le rôle de la charge inerte servant de support à ces préparations, et qui agit de façon mécanique : l'abrasion de la cuticule par les particules de Bentonite peut provoquer des blessures superficielles, surtout au niveau des zones intersegmentaires, et constituer autant de points de pénétration pour les micro-organismes. Cependant, les préparations de *B. thuringiensis* présentent également une toxicité liée au germe bactérien lui-même : les entomophages du lot E, en contact avec le complexe spores-cristaux seul, subissent une mortalité importante, significative à moins de 1/1 000 par rapport aux témoins. Toutefois, cette mortalité n'est guère supérieure à celle observée dans les lots A et B, avec la charge seule.

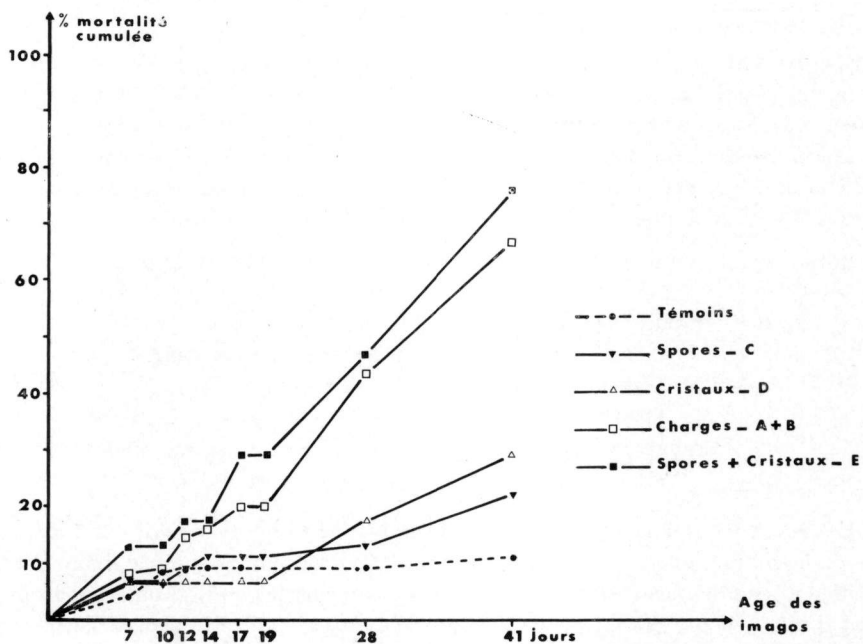


FIG. 3. — Courbes de mortalité des imagos de *Phanaeus flavitarsis* F., obtenues après un contact continu avec les différents composants des préparations de *Bacillus thuringiensis* BERLINER, à la concentration de 2 p. 100.

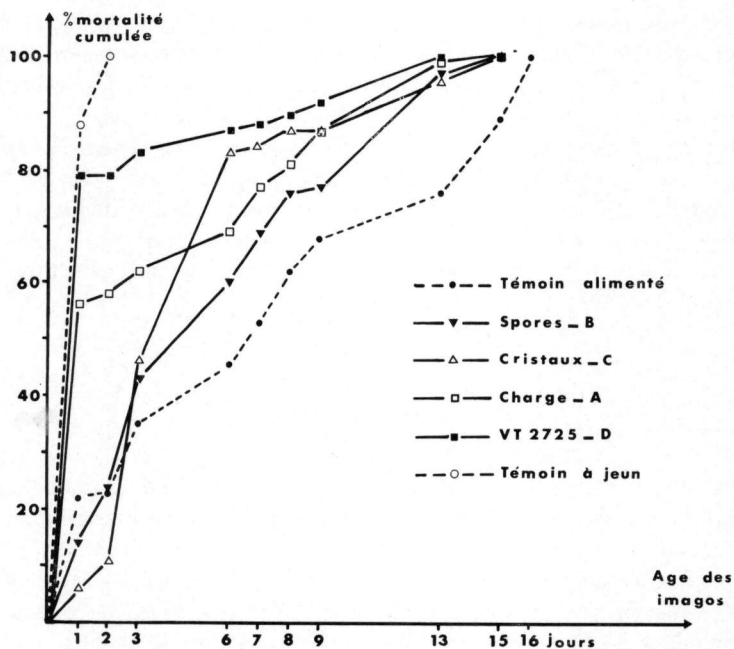


FIG. 4. — Courbes de mortalité des imagos d'*Apanteles glomeratus* L., obtenues après ingestion continue de la préparation VT 2725, CL 7232, et les différents composants des préparations de *Bacillus thuringiensis* BERLINER, à raison de 10 UB par mg d'aliment.

MARTOURET et EUVERTE (1964) ont montré, sur l'Abeille, le rôle néfaste de la charge ingérée (Bentonite, Clarcel FB₂, CECA), mais la mortalité observée restait inférieure à celle provoquée par l'action des spores ou des cristaux seuls.

L'activité des constituants de la préparation bactérienne ingérés par *Apanteles* a été examinée en utilisant chacun des produits suivants, à raison de 10 UB par mg d'aliment, sauf la charge dont la concentration est 2 p. 100 en poids :

Lots : A : Charge inerte de la préparation VT 2717, CL 7103 ; 2 p. 100 en poids.

— B : Préparation de spores BT F 83 ;

Titre : 10 UB/mg de poudre ; 1 p. 100 en poids.

— C : Préparation d'endotoxine cristalline BT F 83 ;

Titre : 12 500 UB/mg poudre ; 0,08 p. 100 en poids.

— D : Préparation VT 2725, CL 7232 (spores, cristaux, charge) ;

Titre : 700 UB/mg poudre ; 1,4 p. 100 en poids.

Les résultats reportés sur la figure 4, montrent l'importance de l'action immédiate de la charge, avec une mortalité de 56 p. 100, 24 heures après le début du traitement. Cependant, les insectes nourris avec l'eau miellée contaminée par la préparation totale VT 2725 (lot D), sont l'objet d'une mortalité plus élevée, la mortalité la plus forte étant enregistrée chez les *Apanteles* privés de nourriture. 3 jours après le début du traitement, la mortalité cumulée présente une différence significative à moins de 1/1 000 pour les lots traités A et D par rapport au témoin, et une différence significative à moins de 1/100 entre les lots A et D.

Avec les préparations de spores seules ou de cristaux seuls, les pourcentages de mortalité obtenus ne sont pas significativement différents après ce délai. Par contre, 6 jours après le début du traitement, une mortalité significativement différente du témoin, à moins de 1/1 000, apparaît dans le lot C, tandis que les spores seules restent inoffensives.

Il n'est pas impossible que la mortalité observée chez *Apanteles* après contamination de son alimentation, soit consécutive à un refus de prise de nourriture, le milieu nutritif étant altéré, hypothèse déjà retenue chez l'Abeille par LECOMTE et MARTOURET, 1959. Cependant, cette hypothèse n'explique pas l'inefficacité des spores de *B. thuringiensis* utilisées seules, à la concentration pourtant élevée de 10 UB par mg d'aliment.

CONCLUSION

La similitude des résultats obtenus, après traitement par contact chez *P. flavi-testacea*, par ingestion chez *A. glomeratus*, nous indique que l'entomophage adulte est sensible à des concentrations élevées du complexe spores-cristaux de *B. thuringiensis*, alors que les préparations de spores seules sont inoffensives, et que les cristaux protéiques, seuls, présentent une toxicité moindre et plus tardive. Mais les préparations industrielles de *B. thuringiensis* peuvent être à l'origine d'une mortalité, liée à la présence de la charge inerte qu'elles contiennent, aussi importante que celle due à la bactérie elle-même.

Le rôle de la charge inerte n'est pas à négliger : par son action mécanique abrasive, elle peut favoriser la pénétration de nombreux germes, et devenir responsable de maladies à enchaînement. En fait, nous avons mis en évidence une toxicité des préparations du complexe spores-cristaux de *B. thuringiensis*, envers les entomophages adultes, au laboratoire, dans des conditions particulières de contact ou d'ingestion prolongées, à des concentrations élevées. Ces conditions ne sont jamais réalisées dans la nature, où les concentrations de *B. thuringiensis* utilisées dans la lutte contre les chenilles défoliatrices, ne sauraient menacer directement l'intégrité des populations d'insectes auxiliaires.

Reçu pour publication en juillet 1974.

SUMMARY

EFFECTS OF THE SPORE-CRYSTAL COMPLEX OF *BACILLUS THURINGIENSIS* BERLINER ON *APANTELES GLOMERATUS* AND *PHANEROTOMA FLAVITESTACEA* (HYMENOPTERA : BRACONIDAE)

This work points out the relative toxicity of the spore-crystal complex of *B. thuringiensis* on two adult entomophagous Hymenoptera : *Apanteles glomeratus* and *Phanerotoma flavitestacea*, and the unfavorable action of the inert filler serving as a support to the bacterial preparations. But these results obtained with high concentrations and conditions of permanent contact or ingestion of the pathogenous preparations do not correspond to the normal use of *B. thuringiensis* as an agent of biological control against leaf-eating caterpillars.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANKERSMIT G. W., LOCHER J. T., VELTHUIS H. H. W., ZWART K. W. R., 1962. Effect of insecticides, acaricides and fungicides, on *Mormoniella vitripennis* WALK. (Hymenoptera, Pteromalidae). *Entomophaga*, **7**, 251-255.
- AYYAR G. R., 1961. Preliminary trials with an entomogenous bacterium, *Bacillus thuringiensis* BERLINER, new to India. *Current Sci.*, **30**, 29-30.
- BILIOTTI E., DAUMAL J., 1969. Biologie de *Phanerotoma flavitestacea* F. (Hymenoptera, Braconidae). Mise au point d'un élevage permanent en vue de la lutte biologique contre *Ectomyelois ceratoniae* ZELL. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **1**, 379-394.
- BONNEFOI A., BURGERJON A., GRISON P., 1958. Titrage biologique des spores de *Bacillus thuringiensis* BERLINER. *C. R. Acad. Sci.*, **247**, 1418-1420.
- BURGERJON A., 1959. Titrage biologique et définition d'une unité biologique pour les préparations de *Bacillus thuringiensis* BERLINER. *Entomophaga*, **4**, 201-207.
- CELLI G., GIORDANI G., 1967. Ricerche sull'attività dell *Bacillus thuringiensis* BERLINER in riguardo all' *Apis mellifera* L. 1° contributo. *Boll. 1st Ent. Univ. Bologna.*, **28**, 141-175.
- DOANE C. C., HITCHCOCK S. W., 1964. Field tests with an aerial application of *Bacillus thuringiensis*. *Bull. Connecticut Agric. Expert. Stat.*, **665**, 1-20.
- ISAKOVA N. P., 1964. Expérimentation de la virulence des bactéries sur les entomophages, et quelques données sur la transmission de l'infection par ces parasites. Recherches sur les méthodes de lutte biologique contre les ravageurs agricoles et forestiers. *Symposium Novossibirsk*, 57-59.
- JAQUES R. P., 1965. The effect of *Bacillus thuringiensis* on the fauna of an apple orchard. *Canad. ent.*, **97**, 795-802.
- KRIEG A., HERFS W., 1963. Über die Wirkung von *Bacillus thuringiensis* auf Bienen. *Entom. Exp. Appl.*, **6**, 1-9.

- KRIEG A., HERFS W., 1964. Nebenwirkungen von *Bacillus thuringiensis* einwirkungen auf Bienen (*Apis mellifera* L.). *Entomophaga*, Mém. Hors sér., **2**, 193-195.
- LECOMTE J., MARTOURET D., 1959. Non toxicité pour les abeilles des traitements à base de *Bacillus thuringiensis* BERLINER, souche Anduze, bactérie pathogène pour les larves de Lépidoptères. *Ann. Abeille*, **2**, 171-175.
- MARCHAL-SEGAULT D., 1972. Contribution à l'étude d'interactions entre le complexe spores-cristaux de *Bacillus thuringiensis* BERLINER, deux hyménoptères braconides entomophages, et leurs hôtes *Pieris brassicae* L. (*Pieridae*) et *Anagasta kuehniella* ZELL. (*Pyralidae*). Thèse 3^e cycle, Université Paris VI, 55 p.
- MARTOURET D., EUVERTE G., 1964. The effect of *Bacillus thuringiensis* BERLINER preparations on the Honey Bee under conditions of forced feeding. *J. Insect Pathol.*, **6**, 198-203.
- SCHPETILNIKOVA V. A., FEDORINTCHIK N. S., 1964. Utilisation combinée des entomophages et des micro-organismes en vue du remplacement ou de la limitation de l'emploi des traitements chimiques. *Entomophaga*, Mém. Hors sér., **2**, 311-314.
- SCHPETILNIKOVA V. A., FEDORINTCHIK N. S., 1968. Biological method of combatting pests of agricultural crops. Kolos éd., Moscow, 1-112 (en russe).
- VAGO C., 1959. L'enchaînement des maladies chez les Insectes. *Ann. Épiphyties*, n° hors série, **10**, 1-181.
-

BIOLOGIE ET COMPORTEMENT
DE *CHORINAEUS FUNEBRIS* GRAVENHORST
(HYMENOPTERA : ICHNEUMONIDAE)

J.-P. AESCHLIMANN ⁽¹⁾

Institut d'Entomologie, E. P. F.,
Universitätstr. 2,
8006 Zurich (Suisse)

RÉSUMÉ

L'évolution du Métopiine *C. funebris*, parasitoïde important de *Zeiraphera diniana* GUÉNÉE (*Lep.*, *Tortr.*), a été étudiée dans les Alpes. L'œuf et les stades larvaires, ainsi que l'accouplement et le comportement de ponte des femelles sont décrits. Le succès du développement de cet endoparasite est étroitement dépendant de l'âge de la chenille-hôte. A 18°C, l'œuf éclôt 96 heures après la ponte ; il est toutefois inactivé si la chrysalidation de l'hôte intervient avant l'éclosion. Une femelle parasite au maximum 80 chenilles au laboratoire. Enfin, on a résumé l'issue de divers cas de coparasitisme rencontrés chez *Z. diniana*.

INTRODUCTION

La biologie de *Chorinaeus funebris* GRAVENHORST, comme celle de la plupart des représentants de la sous-famille des Métopiines (Ichneumonides), est encore mal connue. Cette espèce est pourtant largement répandue à travers l'hémisphère Nord. On la signale notamment en Suède (ROMAN, 1917), Finlande (JUSSILA, 1965), Angleterre, Allemagne, France (MORLEY, 1911), Suisse (AUBERT, 1966), Pologne, Tchécoslovaquie et Italie (recherches personnelles) ; KUSIGEMATI (1971) l'a trouvée au Japon également, tandis qu'en Amérique du Nord, les récoltes ont été assez nombreuses pour que TOWNES et TOWNES (1959) en décrivent quatre sous-espèces. Les hôtes de *C. funebris* sont généralement des Microlépidoptères (MORLEY, 1911 ; BOVEY, 1958 ; TOWNES et TOWNES, 1959 ; KUSIGEMATI, 1971).

⁽¹⁾ Adresse actuelle : C. S. I. R. O. Biological Control Unit, 335 Av. P. Parguel, 34000 Montpellier (France).

Au cours des recherches menées dans les Alpes par le groupe d'études sur les entomophages de la Tordeuse grise du mélèze, *Zeiraphera diniana* GUÉNÉE (*Lep., Tortr.*), dirigé par le Professeur V. DELUCCHI (Institut d'Entomologie E. P. F., Zurich), *C. funebris* n'a pas été trouvée en 1969, était rare en 1970 et fréquente en 1971-72. Les observations qui suivent ainsi que les élevages individuels en laboratoire ont eu lieu de 1971 à 1973. Le matériel étudié consistait en chenilles de *Z. diniana* récoltées par C. AUER au cours de prélèvements statistiques opérés dans divers mélézins du Briançonnais (Hautes-Alpes, France), du Simplon et de la Vallée de Conches (Valais, Suisse), ainsi que du Val Venosta (Tirol du Sud, Italie), afin de déterminer la densité des populations de cette Tordeuse (cf. AUER, 1961 : but et méthodes des échantillonnages statistiques sur mélèze dans les Alpes européennes).

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES DES ADULTES DE *C. FUNEBRIS*

Les larves mûres de *C. funebris* passent l'hiver dans un fin cocon tissé à l'intérieur de la chrysalide de leur hôte, *Z. diniana*. Entre 1 500 et 1 800 m d'altitude, l'apparition des entomophages adultes se situe d'ordinaire dans le courant du mois de juin (AESCHLIMANN, 1974). L'imago s'extraît de son hôte en découpant une ouverture irrégulière au sommet de la tête de la chrysalide. Chez ce Métopiine, le taux sexuel varie suivant les conditions de la reproduction (AESCHLIMANN, 1974). BALTENSWEILER (1958) a indiqué pour ses élevages un taux sexuel de 0,63 alors que, calculé d'après les données de TOWNES et TOWNES (1959), il s'établit à 0,51 pour les captures effectuées en Amérique du Nord. Le taux sexuel était de 0,43 pour les 124 spécimens de *C. funebris* conservés dans divers musées européens qu'on a eu l'occasion d'examiner pour des études taxonomiques.

Sitôt les couples assemblés en tubes d'élevage, chaque femelle introduite est aussitôt détectée par le mâle et poursuivie. On observe en général une période de jeu qui précède l'accouplement et dure en moyenne deux à cinq minutes pour une dizaine de cas obtenus. Ensuite, le mâle parvient assez rapidement à grimper sur le dos de la femelle qui continue de se déplacer à vive allure à l'intérieur du tube. Reculant petit à petit, le mâle se fixe bientôt par les pattes I et II aux ailes de la femelle, tandis que ses pattes III touchent le sol. Pendant l'accouplement qui dure de 45 à 75 secondes, la femelle demeure tout à fait immobile ; il peut se répéter plusieurs fois chez un même couple.

Les femelles de *C. funebris*, maintenues en tubes individuels dans une armoire climatisée à 8-10°C et régulièrement nourries à l'eau sucrée, étaient transférées à 18-20°C pour les essais de parasitisme. Une femelle est capable d'attaquer chaque jour de 6 à 8 chenilles en l'espace d'une heure environ. Quand les présentations d'hôtes et les pontes se succèdent aussi rapidement, la durée de la phase d'approche (cf. ponte) diminue peu à peu. La durée totale de l'acte du parasitisme demeure ensuite inférieure à 20 secondes.

Les mâles de *C. funebris* ne vivent guère plus d'un mois dans les conditions d'élevage indiquées ci-dessus, tandis que la longévité des femelles varie généralement entre 2 et 3 mois et peut atteindre 4 mois. Pour l'ensemble de cette période, on a compté jusqu'à 80 chenilles de Tordeuse du mélèze parasitées effectivement par une

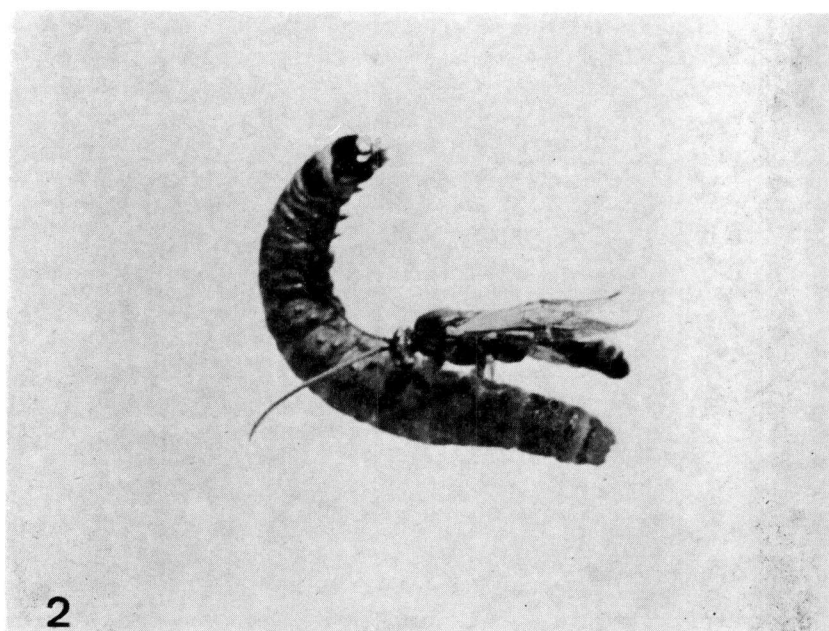
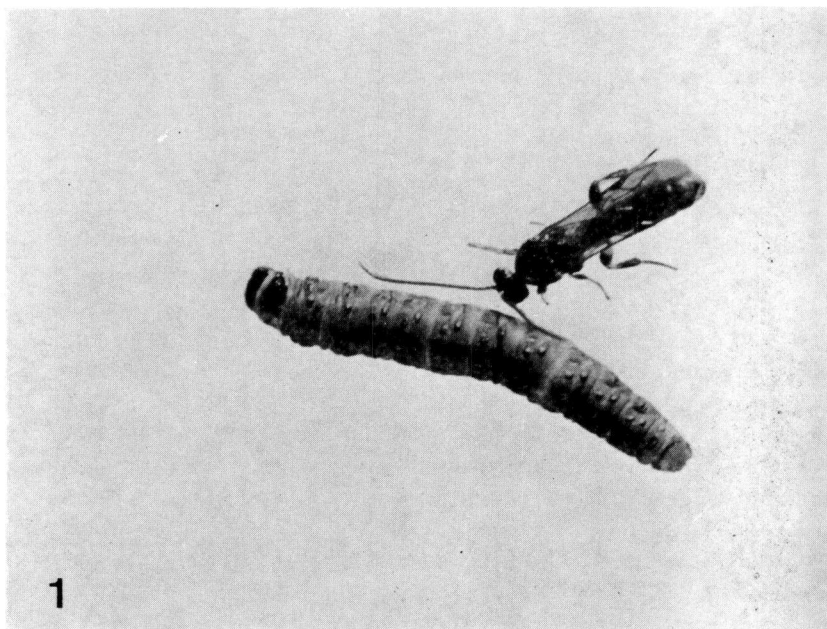
female. Ce chiffre correspond certainement à un maximum dans la nature où les hôtes de cinquième stade larvaire ne sont disponibles que pendant un temps limité.

CHOIX DE L'HÔTE ET PONTE

En laboratoire, *C. funebris* attaque les chenilles de plusieurs Microlépidoptères. Les femelles pondent d'une part dans les chenilles de *Z. diniana* de la forme du mélèze (couleur grise à noire) et d'autre part dans celles de la forme de l'arolle (couleur rouge ; BOVEY, 1958), avec une légère préférence pour les premières. *Exapate duratella* VON HEYDEN est aussi acceptée par les pondeuses (DELUCCHI, RENFER et AESCHLIMANN, 1974), qui ont en revanche délaissé des chenilles de *Carpocapsa pomonella* LINNAEUS produites sur milieu artificiel.

Quand différents stades larvaires de l'hôte sont offerts simultanément, les femelles ne sont attirées que par les proies les plus âgées. On a parfois observé que des prénymphe présentées isolément ainsi que des L_4 étaient attaquées et qu'un œuf de *C. funebris* était déposé. Toutefois, aucun de ces hôtes n'a achevé son développement, la mortalité se manifestant généralement lors de la chrysalidation ou peu après.

Les femelles de *C. funebris* sont aptes à pondre 2 à 3 jours déjà après leur émergence. Pour les expériences en laboratoire, les chenilles de *Z. diniana* étaient introduites sans aiguilles de mélèze dans les tubes individuels contenant des pondeuses. Dès qu'une femelle de *C. funebris* remarque une chenille, elle s'en approche et reste en attente, sur le côté ou juste derrière sa proie, tenant ses antennes dirigées vers celle-ci (fig. 1). L'ablation d'une antenne ne modifie pas ce comportement. Si la Tordeuse se déplace même rapidement, *C. funebris* la suit, conservant toujours la même position par rapport à sa proie et se maintenant aussi, légèrement de biais, à distance constante du corps de la chenille. Cette phase d'approche dure 10-45 secondes, rarement plus. Soudain, la femelle s'avance vers la Tordeuse, palpes et souvent mandibules tendus, et grimpe sur son dos. Agrippée au dos de sa proie, elle recule peu à peu en dépit des mouvements désordonnés de la chenille (fig. 2) et fait saillir son ovipositeur qu'elle dirige vers l'extrémité du corps de la chenille. Sans l'aide des pattes, *C. funebris* cherche à introduire sa tarière dans l'anus de la chenille (fig. 3) qui se débat toujours plus fort et rejette souvent par la bouche une goutte de liquide. Très rapidement, la femelle dépose alors un œuf, brièvement visible à sa descente le long de la tarière, dans l'intestin postérieur de la Tordeuse. L'attaque proprement dite et la ponte ne durent pas plus de 4 à 12 secondes, parfois 20. Aussitôt après l'oviposition, la femelle déchire quelquefois d'un coup de mandibules une portion du tégument de la chenille et se nourrit de l'hémolymphe qui s'écoule de cette blessure (fig. 4) avant de quitter *Z. diniana*. Des dissections immédiates montrent que l'œuf du parasite (fig. 5) est placé dans l'intestin postérieur contre la paroi du rectum, ou plus souvent de l'ileum. Dans certains cas, la tarière semble percer le rectum lors de l'oviposition ; l'œuf se trouve alors situé dorsalement et peu en dessous du tégument de l'hôte, à la hauteur de l'avant-dernier segment abdominal. Après l'acte du parasitisme, la chenille émet généralement quelques boulettes de méconium qui n'affectent pas la position de l'œuf.



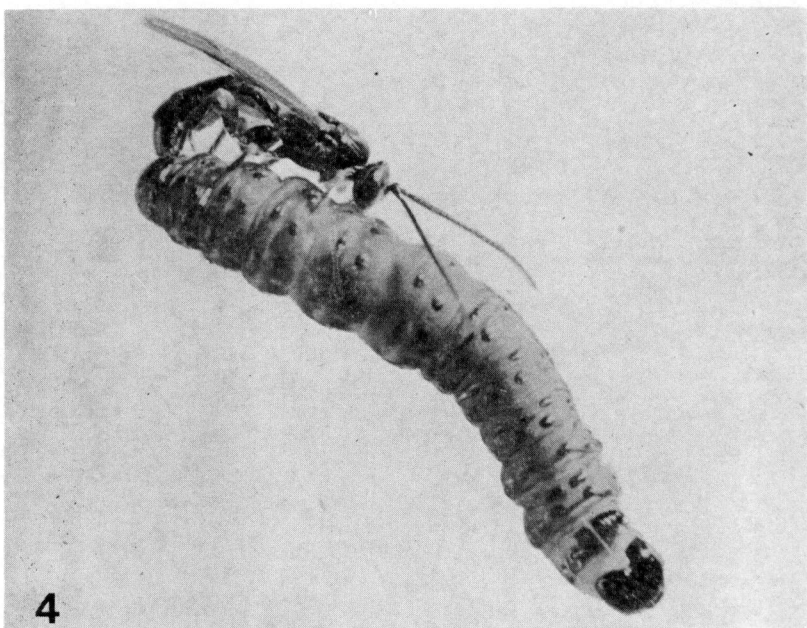
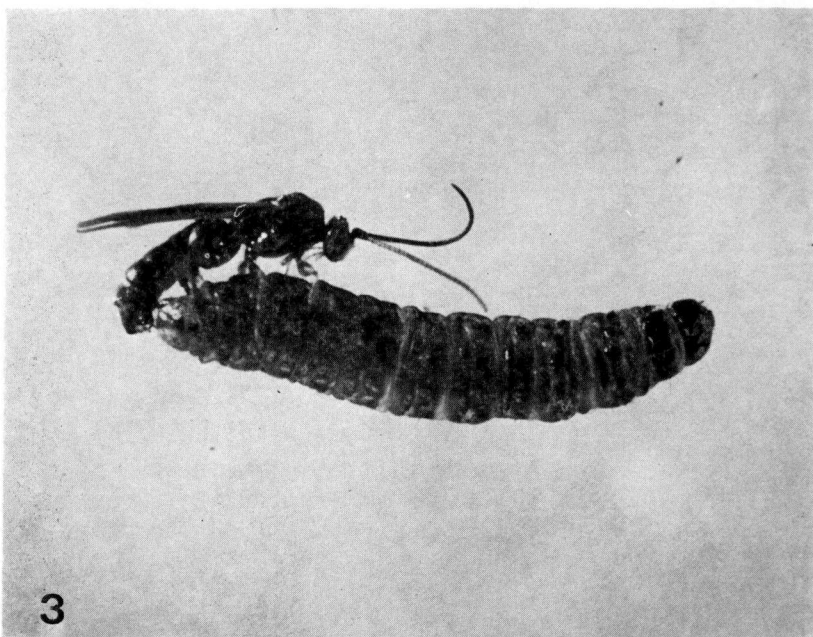


FIG. 1 à 4. — Phases de l'attaque d'une chenille de *Z. diniana*
au dernier stade larvaire par une femelle de *C. funebris*
(agrandissement environ 5 fois)

- FIG. 1. — Détection et approche latérale avant le passage sur le dos de la chenille ;
FIG. 2. — Ancrage de la femelle sur le dos de la chenille et recherche de l'endroit de ponte ; on remarquera le net mouvement de défense de la chenille ;
FIG. 3. — Ponte dans l'anus de la chenille qui ne réagit plus guère ;
FIG. 4. — Après morsure du tégument, prélèvement d'hémolymphe.

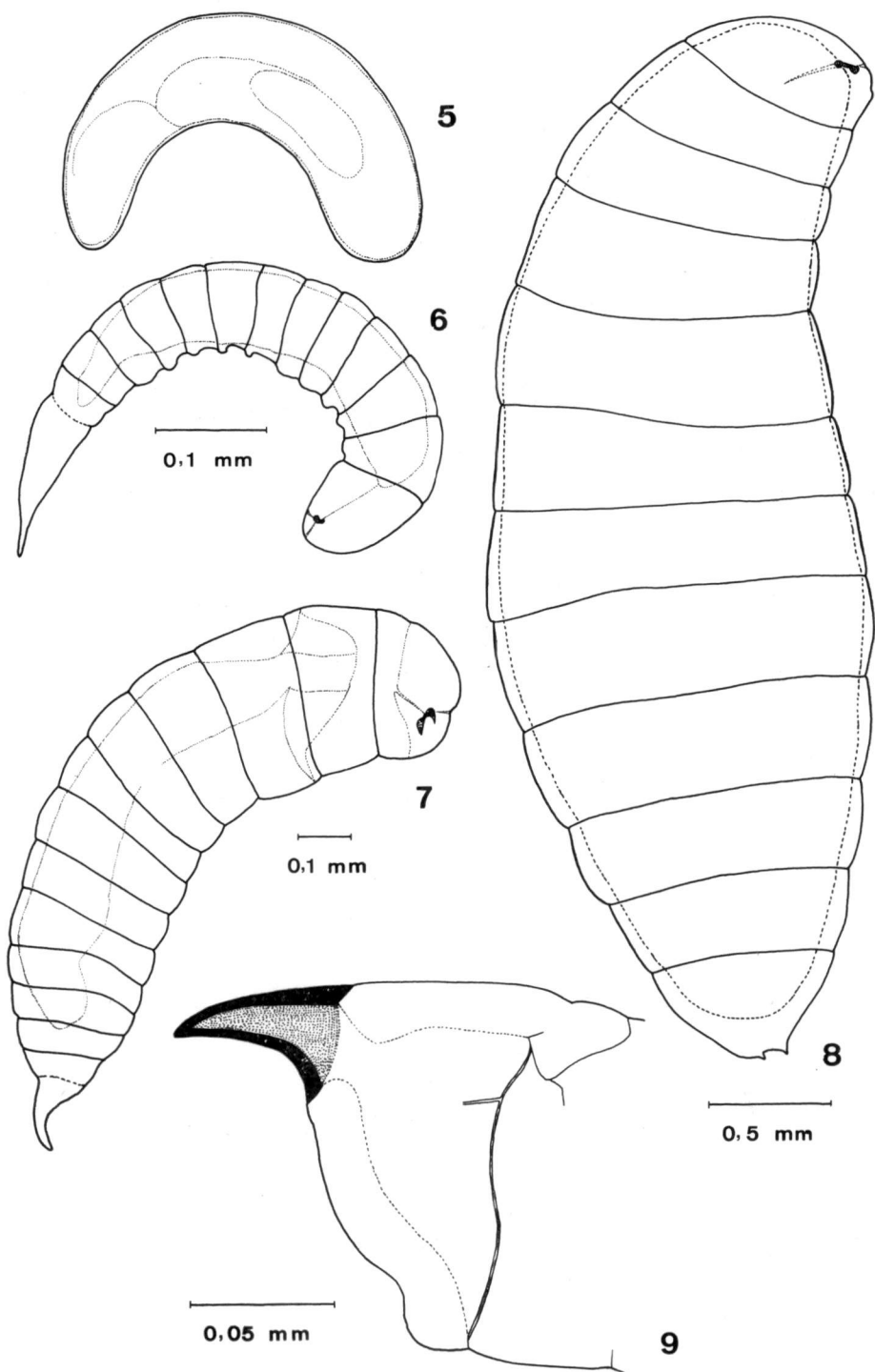


FIG. 5 à 9. — Stades préimaginaux de *C. funebris*

FIG. 5. — Œuf, à même échelle que la larve néonate ;

FIG. 6. — Larve néonate ;

FIG. 7. — Larve de troisième stade ;

FIG. 8. — Larve mûre de cinquième stade ;

FIG. 9. — Mandibule droite de la larve de cinquième stade en vue dorsale.

DÉVELOPPEMENT LARVAIRE ET SYNCHRONISATION DES CYCLES

La chenille de Tordeuse du mélèze parasitée par *C. funebris* s'alimente d'ordinaire encore quelques jours avant de former une chrysalide d'apparence et de mobilité normales. Contrairement aux Métopiines du genre *Triclistus* FOERSTER (BAL-TENSWEILER, 1958), l'œuf de *C. funebris* (fig. 5) éclôt avant la nymphose de l'hôte, en moyenne 4 jours après la ponte aux conditions du laboratoire. Deux jours après l'éclosion, on trouve la larve de premier stade (fig. 6) entre le deuxième et le quatrième segment abdominal de l'hôte, toujours en position dorsale. Huit ou neuf jours plus tard, les dissections font apparaître la L_3 (fig. 7) vers le milieu du corps de *Z. diniana*. Normalement, cette dernière s'est, entre-temps, chrysalidée. Les quatre premiers stades larvaires de *C. funebris* sont du type caudé fréquent chez les Ichneumonides et présentent un segment anal prolongé en pointe nette. Ce caractère disparaît en revanche au cinquième stade larvaire (fig. 8), contrairement à la supposition émise par GERIG (1960). Quelque 20 à 22 jours après la ponte, la larve de cinquième stade a pratiquement vidé tout l'intérieur de la Tordeuse. A ce moment, les mouvements normaux de la chrysalide cessent tout à fait. Cette dernière adopte le même aspect raidi et étiré que l'on observe lors du parasitisme par *Triclistus* spp. (AESCHLIMANN, 1973). En 1 à 2 jours, la larve L_5 de *C. funebris* tisse alors un cocon blanc, fin et transparent, semblable aussi à celui de *Triclistus* spp., et dont elle tapisse toute la paroi interne de la chrysalide vide. Après sortie des entomophages adultes, on retrouve exuvies et mandibules (fig. 9) des larves de *C. funebris* à l'apex de la chrysalide-hôte.

Les conditions de succès maximum pour la descendance de l'entomophage sont assurées par des chenilles de *Z. diniana* (forme du mélèze, BOVEY, 1958) situées à 4-6 jours de la chrysalidation. A 18°C, l'œuf de *C. funebris* éclôt après un développement embryonnaire de 96 heures et, sitôt apparue, la L_1 migre au travers de la paroi intestinale de la chenille en direction de l'hémocoèle. Inversement, dans tous les cas enregistrés en laboratoire où la chrysalidation de l'hôte a eu lieu avant l'éclosion de l'endoparasite, c'est-à-dire pratiquement dans les 72 heures qui suivent la ponte de *C. funebris*, cet œuf est inactivé. Il n'est cependant pas encapsulé car on n'en retrouve plus trace dans la chrysalide. L'évolution du parasite est compromise par un processus non identifié, probablement par simple évacuation au cours de la mue avec la paroi ectodermique de l'intestin postérieur. De nombreux auteurs ont montré que l'inefficacité des endoparasites est généralement causée par des phénomènes d'encapsulation (voir à ce propos les mises au point de SCHNEIDER, 1950 ; SALT, 1963 ; ADAM, 1965 ; MESSENGER et VAN DEN BOSCH, 1971). En revanche, chez *C. funebris*, elle est due à un manque caractérisé de synchronisation entre les développements respectifs de l'hôte et de son endoparasite, cas rarement signalé jusqu'ici (VIKTOROV, 1966 ; CHENG, 1970).

SUPER- ET COPARASITISME

Les femelles de Métopiines ne marquent pas la chenille-hôte attaquée, au contraire de ce que PRICE (1972) et VINSON (1972) notamment ont signalé chez d'autres Ichneumonides. Il s'ensuit que plusieurs œufs d'une (superparasitisme) ou de plusieurs (coparasitisme) espèces peuvent être déposés dans un seul individu. Ces phénomènes se manifestent essentiellement dans la nature par faible densité d'hôtes (BALTENSWEILER, 1958). Aucun *C. funebris* n'a pu se développer dans tous les cas de superparasitisme observés au laboratoire. Lors de coparasitisme entre espèces de Métopiines, c'est *C. funebris* qui apparaît généralement, les *Triclistus* spp. ne se développant que si la chrysalidation de l'hôte s'est effectuée trop tôt (cf. synchronisation des cycles).

Quelques observations récentes peuvent être ajoutées aux diverses possibilités envisagées par BALTENSWEILER (1958), compte tenu des résultats des élevages effectués. Elles concernent les espèces suivantes d'entomophages de la Tordeuse du mélèze :

Diptères, Tachinides	: A = <i>Actia maksymovi</i> MESNIL
	L = <i>Lypha dubia</i> FALLEN
	N = <i>Nemorilla maculosa</i> MEIGEN
Hym., Ichn., Tryphonines	: P = <i>Phytodietus griseanae</i> KERRICH
Porizontines	: D = <i>Diadegma</i> spp.
Métopiines	: C = <i>Chorinaeus funebris</i> GRAVENHORST
	T = <i>Triclistus</i> spp.
Hym., Chalcidoïdes	: E = <i>Eulophidae</i> spp.

L'issue des divers cas de coparasitisme entre ces espèces peut être résumé de la manière suivante, le symbole > indiquant l'espèce dominante :

$$\begin{aligned}
 & E > A, C, D, L, N, P, T \\
 & A, D, L, N, P > C, T \\
 & C > T
 \end{aligned}$$

DISCUSSION

C. funebris est une espèce de Métopiine assez fréquente dans la nature et adaptée à la Tordeuse du mélèze en haute altitude. Elle en devient un parasitoïde important mais non prépondérant au moment de la culmination gradationnelle du ravageur dans les zones optimales (AUER, 1961). Cette espèce présente un potentiel biotique intéressant, en raison surtout de la fertilité et de la longévité des femelles. Sa multiplication dans la nature est toutefois handicapée par l'élimination des œufs déposés dans des hôtes proches de la chrysalidation, c'est-à-dire par un manque de synchronisation entre les cycles de développement respectifs de *Z. diniana* et de son parasitoïde. Par ailleurs, *C. funebris* est presque toujours dominée en cas de coparasi-

tisme. Ces évidents désavantages empêchent d'envisager une action de lutte biologique contre la Tordeuse du mélèze par multiplication de l'entomophage au laboratoire et lâcher au moment opportun. Il s'avère ainsi de plus en plus improbable (DELUCCHI, RENFER et AESCHLIMANN, 1974 ; RENFER, 1974) d'arriver à limiter les populations de Tordeuses du mélèze à l'aide d'une seule de ses nombreuses espèces de parasitoïdes.

Reçu pour publication en juillet 1974.

SUMMARY

BIOLOGY AND BEHAVIOUR OF *CHORINAEUS FUNEBRIS* GRAVENHORST (HYMENOPTERA : ICHNEUMONIDAE)

The development of *C. funebris* (Ichn., *Metopiinae*) a parasitoid of *Zeiraphera diniana* GUÉNÉE (Lep., *Tortr.*) in the European Alps has been investigated. Egg and larval stages, the mating behaviour and the mode of parasitism are described. At 18°C, the egg of *C. funebris* hatches within the host's hind gut after 96 hours. The eggs are inactivated by an unidentified process if the pupation of *Z. diniana* occurs less than 4 days after parasitization. In the laboratory, *C. funebris* females laid a maximum of 80 eggs. The result of multiple parasitism in *Z. diniana* by different species is also given.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAM H., 1965. Die hämocyten Abwehrreaktionen des Blutes von *Strongylogaster xanthoceros* (STEPHENS) und *Strongylogaster lineata* (CHRIST) gegen die endoparasitische Ichneumonide *Mesoleius niger* (GRAVENHORST) (Hymenoptera : Tenthredinidae und Ichneumonidae). *Beitr. Ent.*, **15**, (7-8) 893-966.
- AESCHLIMANN J.-P., 1973. Révision des espèces ouest-paléarctiques du genre *Triclistus* FOERSTER (Hymenoptera : Ichneumonidae). *Mitt. schw. ent. Ges.*, **46** (3-4), 219-252.
- AESCHLIMANN J.-P., 1974. Hibernation chez trois espèces de Métopiines (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Ent. exp. appl.*, **17** (3) (à paraître).
- AUBERT J. F., 1966. Ichneumonides parasites de la Tordeuse du Mélèze (*Zeiraphera diniana* GN.) comprenant quatre espèces nouvelles. *Bull. Soc. ent. Mulhouse*, 1-7.
- AUER C., 1961. Ergebnisse zwölfjähriger quantitativen Untersuchungen der Populationsbewegung des grauen Lärchenwicklers *Zeiraphera griseana* HÜBNER (= *diniana* GUÉNÉE) im Oberengadin (1949/60). *Mitt. schw. Anst. forstl. Versuchsw.*, **37** (3), 174-263.
- BALTENSWELER W., 1958. Zur Kenntnis der Parasiten des grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* HÜBNER) im Oberengadin. *Mitt. schw. Anst. forstl. Versuchsw.*, **34** (6), 399-478.
- BOVEY P., 1958. Le problème de la Tordeuse grise du Mélèze *Eucosma griseana* (HÜBNER) (Lepidoptera : Tortricidae) dans les forêts alpines. *Proc. 10th int. Congr. Ent.* (1956), **4**, 123-131.
- CHENG L., 1970. Timing of attack by *Lypha dubia* FALL. (Diptera : Tachinidae) on the Winter Moth *Operophtera brumata* (L.) (Lepidoptera : Geometridae) as a factor affecting parasite success. *J. anim. Ecol.*, **39** (2), 313-320.
- DELUCCHI V., RENFER A., AESCHLIMANN J.-P., 1974. Contribution à la connaissance des lépidoptères associés au mélèze en haute altitude et de leurs parasitoïdes. *Schw. landw. Forsch.*, **13** (1-2), 435-451.
- GERIG L., 1960. Zur Morphologie der Larvenstadien einiger parasitischen Hymenopteren des grauen Lärchenwicklers (*Zeiraphera griseana* HÜBNER). *Z. ang. Ent.*, **46** (2), 121-177.
- JUSSILA R., 1965. *Hymenoptera, Ichneumonidae*. I. Nachtrag über Schlupfwespen von Südwest-Finnland. *Lounais-Hämeen Luonto*, **19**, 46-51.
- KUSIGEMATI K., 1971. Taxonomic studies on the subfamily *Metopiinae* of Japan (Hymenoptera : Ichneumonidae). *Mem. Fac. Agric. Kagoshima Univ.*, **8** (1), 205-298.
- MESSINGER P. S., VAN DEN BOSCH R., 1971. The adaptability of introduced biological control agents. In *Biological Control*, C. B. HUFFAKER (ed.), Plenum press New-York, 68-92.
- MORLEY C., 1911. *Ichneumons of Great Britain. IV. Tryphoninae*. Brown publ., London, 344 p.
- PRICE P. W., 1972. Behavior of the parasitoid *Pleolophus basizonus* (Hymenoptera : Ichneumonidae) in response to changes in host and parasitoid density. *Can. Ent.*, **104** (1), 129-140.

- RENFER A., 1974. Caractéristiques biologiques et efficacité de *Phytodietus griseanae* KERRICH (Hym., Ichneumonidae) parasitoïde de *Zeiraphera diniana* GUÉNÉE (Lep., Tortricidae) en haute montagne. Thèse E. P. F., Zurich, **5278**, 63 p.
- ROMAN A., 1917. Slanska parasitsteklar. *Ent. Tidskr.*, **38** (3-4), 260-284.
- SALT G., 1963. The defence reactions of insects to metazoan parasites. *Parasitology*, **53**, 527-642.
- SCHNEIDER F., 1950. Die Abwehrreaktion des Insektenblutes und ihre Beeinflussung durch die Parasiten. *Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich*, **95**, 22-44.
- TOWNES H., TOWNES M., 1959. Ichneumon-flies of America North of Mexico : I. Subfamily *Metopiinae*. *U. S. nat. Mus. Bull.*, **216**, 318 p.
- VIKTOROV G. A., 1966. On the *Hymenoptera*-larvae parasitizing nymphs of *Eurygaster integriceps* PUT. *J. Zool.*, **45** (12), 1796-1803.
- VINSON S. B., 1972. Competition and host discrimination between two species of tobacco budworm parasitoids. *Ann. ent. Soc. Amer.*, **65** (1), 229-236.
-

**MISE EN ÉVIDENCE
D'UNE ATTRACTION SECONDAIRE D'ORIGINE SEXUELLE
CHEZ *BLASTOPHAGUS DESTRUENS* WOLL.
(COL. SCOLYTIDAE)**

P. CARLE

avec la collaboration technique de G. VOULAND

*Station de Recherches forestières, I. N. R. A.,
Avenue Vivaldi,
84000 Avignon*

RÉSUMÉ

Cette étude met en évidence une attraction secondaire d'origine sexuelle chez *Blastophagus destruens* et confirme l'existence d'un phénomène analogue chez *B. piniperda*.

Cette attraction est exercée par la femelle après sa maturation sexuelle, avant et en l'absence de l'hôte comme pendant sa pénétration dans l'hôte, vierge ou fécondée, en absence comme en présence de mâle.

L'attractivité se maintient même après le début de la ponte puis diminue. La présence du couple dans la galerie l'intensifie.

Le facteur trophique joue un rôle prépondérant dans le déterminisme de l'attraction. Cette attraction est vraisemblablement due à l'émission, par les femelles, de substances analogues à des phéromones qui sont excrétées avec les déchets de creusement de leur galerie de ponte.

Blastophagus destruens WOLL. récemment décrit par LEKANDER (1971) est un Scolytide très répandu dont les attaques provoquent de gros dommages aux pineraies méditerranéennes. Il diffère de *B. piniperda* L., plus commun et plus largement distribué, par des caractères morphologiques et biologiques et serait selon nous (CARLE, 1973) une adaptation écologique de ce dernier aux conditions méditerranéennes.

B. piniperda a été étudié surtout dans les pays de l'Europe septentrionale. Les résultats de recherches conduites sur les phénomènes d'orientation et d'attraction montrent que des composés résiniques émanant de l'hôte (alpha-terpineol combiné au cis et trans-carveol) déterminent une attraction des adultes vers le végétal (KANGAS *et al.*, 1965; PERTTUNEN *et al.*, 1970). En outre, un autre type d'attraction — consécutif aux premières pénétrations sous écorce des femelles — a été démontré en Allemagne par SCHÖNHERR (1972).

Comme chez la plupart des Scolytides (STARK, 1968 ; PITMAN, 1969 ; BEDARD *et al.*, 1970 ; CARLE, 1973) la colonisation des arbres par *B. piniperda* semble donc s'effectuer en deux séquences successives l'une, initiale, d'attraction primaire exercée par la plante, l'autre, plus tardive, d'attraction secondaire, subordonnée à la première et exercée par les premiers individus attirés (individus pionniers) durant leur phase de pénétration subcorticale.

Jusqu'à ces dernières années *B. destruens* n'avait pas fait l'objet d'investigations très approfondies. Des travaux récents (CARLE 1973) montrent que l'espèce possède une génération par an : les jeunes adultes apparaissent en mai-juin puis se portent sur les jeunes pousses dans lesquelles ils acquièrent leur maturation sexuelle et subissent une estivation ; un essaimage a lieu courant septembre et la ponte se poursuit ensuite donnant généralement lieu à trois pénétrations et pontes successives des mêmes femelles échelonnées jusqu'à la fin mars ; les « cohortes » d'individus qui en sont issues appartiennent donc à la même génération fille mais proviennent alors de générations sœurs différentes (GS 1, 2 ou 3).

B. destruens est un ravageur particulièrement néfaste aux peuplements littoraux de Pin mésogéen récemment envahis par la cochenille *Matsucoccus feytaudi* DUC. (CARLE 1971-1973) ; ses niveaux de population y demeurent élevés et ses attaques ont lieu sur des sujets en début d'affaiblissement. Elles se manifestent par une colonisation massive des troncs consécutive aux premières pénétrations d'« individus pionniers ». Cette colonisation secondaire massive n'a cependant pas lieu si ces individus sont retirés *manuellement* peu de temps après leur pénétration normale mais se produit pourtant quand ils sont *naturellement* repoussés hors de leur galerie par une émission excessive de résine.

Ces observations suggèrent l'existence de deux séquences d'attraction dont la première serait strictement liée à l'état physiologique de l'arbre et la suivante à la réussite des premières pénétrations du Scolytide. Compte tenu de l'importance des réactions qu'elle paraît déclencher chez les insectes et de l'intérêt pratique qui peut en découler, la séquence d'attraction secondaire nous a paru nécessiter une étude particulière.

Les résultats que nous rapportons ont été obtenus au laboratoire avec des insectes prélevés en forêt à l'état de larves ou d'adultes jeunes émergents puis maintenus en élevage, pour les larves dans leurs rondins d'origine, et pour les adultes sur rameaux, petits rondins ou milieu artificiel. Après avoir mis au point une méthode d'appréciation des réponses des insectes, nous tentons de mettre en évidence le phénomène d'attraction secondaire et ses variations suivant divers facteurs du milieu.

I. — MISE AU POINT D'UNE MÉTHODE D'APPRÉCIATION DES RÉPONSES DES INSECTES

I. I. — Matériel et méthodes

Divers dispositifs d'étude ont été essayés. Le plus satisfaisant est un « olfactomètre de table » (fig. 1) constitué d'un plan horizontal (A) de 1,30 m de long sur 0,80 m de large comportant, situées sur une largeur deux sorties possibles d'air (S_1 et S_2), espacées de 30 cm et matérialisées par

des tubes en verre de 4 mm de diamètre intérieur, fixés à plat sur la table et reliés par tuyau flexible à une pompe à galets (D). Entre chaque sortie et la pompe sont disposés en parallèle un récipient de grand volume (B₁ ou B₂) destiné à contenir le matériau émetteur d'effluves ; la pompe et les ajustages sont réglés de manière à maintenir un débit d'air constant et identique d'environ 60 litres/heure pour chacune des sorties. Enfin un épurateur d'air (C₁ ou C₂) (flacon rempli de charbon actif) assure la neutralité chimique de l'air utilisé. Dans ces conditions, les flux d'air de chacune des sorties s'évasent dès l'orifice du tube et se recoupent à 25 cm environ de leur point d'émission. C'est dans cette zone que sont lâchés les insectes en début d'essai.

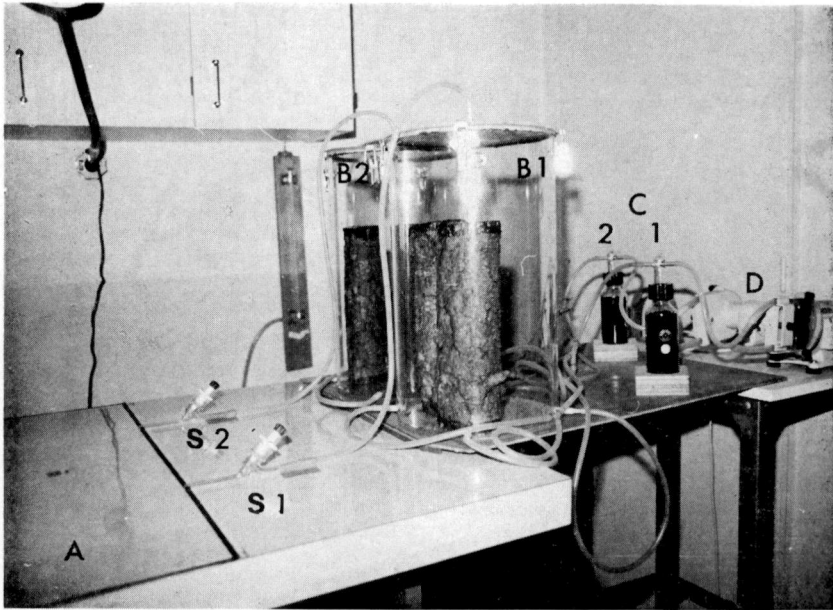


FIG. 1. — Olfactomètre de table utilisé en laboratoire

L'olfactomètre de table est utilisé dans une « chambre noire » maintenue à 20-22°C et faiblement éclairée par une lampe inactinique. Après chaque essai la pièce est aérée et le plan de l'olfactomètre est soigneusement nettoyé à l'alcool afin d'éviter un éventuel marquage de piste. En cas de changement de nature de l'attractif présumé, les tuyaux d'amenée et de sortie d'air sont changés.

Des essais ont été effectués afin de préciser les divers types de réactions des insectes à trois sources d'effluves différentes mises en œuvre successivement : air purifié après passage dans l'épurateur, air provenant de rondins de Pin maritime fraîchement coupés, air provenant de rondins de Pin maritime hébergeant 60 femelles « matures » en pénétration subcorticale depuis 10 jours.

Suivant la nature de la source nous tentons donc d'apprécier les réactions des individus soit strictement anémotactiques (air pur), soit par rapport au végétal-hôte (rondins sains), soit enfin par rapport au complexe plante-insectes (rondins avec femelles en début de pénétration). Enfin, des observations témoins complémentaires furent effectuées en l'absence de toute source d'émission. Trente mâles et 30 femelles ayant acquis leur maturation sexuelle furent testés individuellement pour chacune de ces conditions, chaque individu étant soumis à trois tests successifs de trois minutes chacun. Pour chaque test, le trajet parcouru par l'insecte était chronométré et planigraphié.

L'analyse des différents parcours permet de classer les individus testés selon la rapidité de leurs réactions (vives ou lentes) et selon le type de réaction observé : attraction, indifférence ou répulsion. Dans le cas d'une réponse positive à la source d'effluves il est possible de différencier des intensités d'attraction faible, moyenne, forte et très forte (tabl. 1). En effet, les modifications de comportement observées chez les insectes testés sont toujours très caractéristiques, elles témoignent d'une excitation particulière plus ou moins vive selon les cas qui se traduit soit par de nombreux changements de direction (réactions faibles), soit par une orientation vers la source (réactions moyennes) soit par un trajet plus ou moins rapide jusqu'à la source (réactions forte et très forte).

TABLEAU I

Types de comportements de B. destruens par rapport à une source d'odeurs constituée de rondins de pin maritime hébergeant des femelles 10 jours après leur pénétration

		Individus à réactions lentes	Individus à réactions vives
attraction	très forte	- Retournement lent vers la source - Cheminement direct vers la source - Arrêts fréquents en cours de cheminement - Essai de pénétration dans le tube d'émission.	- Retournement immédiat vers la source - Cheminement vers la source, corps oscillant latéralement - Hyper-excitation et tentatives d'envol - Essai de pénétration dans le tube d'émission.
	forte	- Court trajet semi-circulaire - Prise de position face à la source - Cheminement lent vers la source - Essai de pénétration dans le tube d'émission.	- Long trajet semi-circulaire - Orientation et cheminement direct vers la source - Quelques tentatives d'envol - Essai de pénétration dans le tube d'émission.
	moyenne	- Court trajet semi-circulaire - Arrêt face à la source - Trajet dirigé vers la source mais l'évitant au dernier moment.	- Long trajet semi-circulaire - Cheminement d'abord orienté vers la source puis l'évitant - Changement de direction en cours de parcours - Tentatives d'envol peu fréquentes
	faible	Nombreux changements de direction et d'orientation.	Très nombreux changements de direction et d'orientation.
répulsion		Fuite lente en direction opposée à la source.	Fuite rapide en direction opposée à la source.
indifférence		Parcours lent, sans direction particulière ni modification importante de direction en cours de trajet.	- Parcours rapide sans direction particulière - Modification de trajet peu fréquente - Tentative d'envol vers la lumière.

I. 2. — *Détermination des conditions optimales d'attraction et de réponse à l'attraction*

En utilisant les critères d'appréciation ci-dessus définis, nous avons tenté de préciser les conditions optimales des insectes testés en olfactomètre et celles permettant d'obtenir la meilleure attractivité de la source (rondins hébergeant des femelles « matures »). L'évolution du pouvoir attractif de cette source fut jugée selon l'ancienneté de pénétration des femelles dans le rondin et successivement, pour chacune des séries formées, par rapport à une source (témoin) formée de rondins sains fraîchement coupés de calibre et de volume identiques à ceux utilisés par les femelles.

Suivant les séries, les pénétrations des femelles « matures » dataient du jour même, de 1, 3, 5, 7, 9 et 11 jours. Les variations des réponses à l'attraction furent appréciées sur des insectes des deux sexes à raison de 50 mâles et 50 femelles matures par série testés quotidiennement au cours d'une période de jeûne de 5 jours à 20°C après leur maturation sexuelle. Les tests étaient effectués par groupes de 5 individus durant 3 minutes et répétés trois fois.

Les résultats partiellement rapportés au tableau 2 montrent que le pouvoir attractif des rondins contenant des femelles « matures » est faible au cours des deux premiers jours suivant la pénétration puis s'élève dès le troisième jour, diminue après sept jours mais demeure au moins jusqu'au onzième jour. Dès le troisième jour ces femelles, après avoir confectionné leur « chambre d'accouplement », commencent à forer leur galerie de ponte. Les conditions d'attraction sont donc optimales entre le 3^e et le 7^e jour après leur pénétration subcorticale ; chez les individus testés, les réactions positives sont toujours nettement plus fortes et plus nombreuses vis-à-vis de la source de rondins hébergeant des femelles en cours de pénétration que par rapport à celle formée par les rondins sains. Dans le premier cas, la proportion d'insectes attirés oscille entre 50 et 60 p. 100 chez les deux sexes, dans le second elle n'excède jamais 20 p. 100. Enfin, l'intensité des réponses paraît maximale chez les individus en état de jeûne entre 2 et 4 jours.

TABLEAU 2

Résultats partiels concernant les meilleures réponses obtenues suivant les individus testés et la source d'attraction

Conditions de jeûne	Série	Réponses positives en p. 100 d'individus testés	Moyenne des réponses positives selon leur intensité (en p. 100)				Source d'attraction
			faible	moyenne	forte	très forte	Ancienneté de pénétration des femelles
0 jour	Femelle	45 à 60	48,9	35,5	12,9	2,7	5 ^e au 9 ^e jour
	Mâle	55 à 62	36,3	36,5	21,0	6,2	5 ^e au 7 ^e jour
1 jour	Femelle	60 à 64	40,0	35,2	20,3	4,7	9 ^e au 11 ^e jour
	Mâle	57 à 65	41,7	32,2	19,5	6,7	5 ^e au 9 ^e jour
2 jours	Femelle	44 à 60	42,9	32,3	21,8	4,5	3 ^e au 11 ^e jour
	Mâle	43 à 67	42,4	32,4	19,2	4,5	3 ^e au 7 ^e jour
3 jours	Femelle	53 à 60	38,3	30,2	22,8	8,6	5 ^e au 11 ^e jour
	Mâle	60 à 66	36,2	32,2	23,2	8,4	5 ^e au 11 ^e jour
4 jours	Femelle	49 à 63	41,0	30,7	21,3	6,8	3 ^e au 9 ^e jour
	Mâle	52 à 61	43,1	28,8	21,8	6,3	5 ^e au 9 ^e jour

2. — MISE EN ÉVIDENCE D'UNE ATTRACTION SECONDAIRE

CHEZ B. DESTRUENS

Ces résultats suggéraient l'existence d'un phénomène d'attraction résultant de la pénétration des femelles « matures » dans le rondin. Nous avons tenté de confirmer cette première observation en précisant — dans la mesure du possible — ses composantes et ses modalités. Dans ce but, des essais ont été effectués avec des

individus vierges des deux sexes, après maturation sexuelle, mis successivement en présence de diverses sources possibles d'attraction représentées soit par des insectes isolés de chacun des sexes pris aux diverses phases de leur vie imaginaire (émergence — nutrition de maturation — essaimage — pénétration subcorticale — ponte — repénétration après ponte), soit par ces mêmes insectes dans leur habitat naturel (rondins), soit enfin par leurs déchets résultant de leur activité de creusement : mélange de sciure de bois et d'excréments (« frass » des auteurs anglo-saxons).

Après chacun de ces essais, les insectes testés étaient soumis à un « test de contrôle » dans lequel étaient simultanément mises en parallèle deux sources possibles d'attraction, l'une composée d'air pur, l'autre d'air provenant de rondins sains comparables à ceux mis à disposition des femelles pour pénétration.

Chaque série d'essais concernait 15 mâles et 15 femelles groupés par 5 en trois tests successifs de 3 minutes chacun. L'intensité de l'attraction fut jugée selon les critères comportementaux de réponse.

Les conclusions obtenues sont exposées dans un tableau synthétique (tableau 3) dans lequel les intensités d'attraction sont évaluées relativement aux résultats enregistrés dans les « tests de contrôle » pris comme témoin. Rapportée à l'attraction des rondins sains dans le test de contrôle, l'échelle d'appréciation est la suivante :

- : Intensité d'attraction inférieure ;
- o : Intensité d'attraction équivalente ;
- + : Intensité d'attraction jusqu'à une fois supérieure ;
- ++ : Intensité d'attraction entre une et deux fois supérieure ;
- +++ : Intensité d'attraction entre deux et trois fois supérieure.

Les résultats obtenus confirment l'existence d'un phénomène d'attraction secondaire d'origine sexuelle, seulement exercée par la femelle « mature » de *Blastophagus destruens*, sexe qui initie la galerie subcorticale, au cours de sa pénétration dans le rondin. Les réponses positives, d'ailleurs peu nombreuses et de faible intensité, obtenues par rapport aux rondins hébergeant de jeunes adultes sont vraisemblablement dues à une attraction de l'hôte (attraction primaire) amplifiée par une libération excessive d'essences volatiles provoquée par les pénétrations de ces insectes.

Cette attraction secondaire implique donc l'émission de substances particulières analogues à des phéromones d'agrégation. Comme chez les espèces de Scolytides déjà étudiées des genres *Ips* et *Dendroctonus* notamment (WOOD et VITÉ 1961, LEJEUNE *et al.*, 1961 ; RUDINSKY, 1963, etc.) où des phéromones d'agrégation ont été isolées, seuls les individus « matures » des deux sexes de *B. destruens* répondent à l'attraction secondaire.

Nos essais apportent d'ailleurs des informations complémentaires sur les modalités d'émission des substances attractives. Ainsi, comme l'ont récemment montré VITÉ et RENWICK (1968) et VITÉ *et al.* (1972) d'une part chez *Dendroctonus frontalis* ZIMM., d'autre part chez divers Ipsides, les « individus pionniers » du sexe qui initie la galerie subcorticale — c'est-à-dire les femelles chez *B. destruens* — peuvent émettre les composés attractifs avant leur pénétration dans le rondin. Toutefois, alors que d'après ces auteurs la libération de phéromones, par l'insecte pionnier, n'intervient qu'au contact de l'hôte, il semble bien que chez *B. destruens* elle puisse avoir lieu en son absence, phénomène qui n'avait pas encore été observé. Il est vrai que dans ce cas, l'intensité de l'attraction, bien qu'évidente est encore assez moyenne (tabl. 3).

TABLEAU 3

Synthèse des résultats des tests d'attraction de *B. destruens* selon la source d'attractionATTRACTION SECONDAIRE CHEZ « *BLASTOPHAGUS* »

545

Adultes avant maturation sexuelle

Jeunes femelles à l'émergence	Jeunes femelles sur rondin 1 j après pénétration	Jeunes femelles sur rondin 2 j après pénétration	Jeunes femelles sur rondin 5 j après pénétration	Jeunes femelles sur rondin depuis 10 jours	Jeunes femelles sur rondin depuis 18 jours	Jeunes femelles sur rondin depuis 22 jours	Jeunes femelles sur rondin depuis 25 jours	Jeunes mâles à l'émergence	Jeunes mâles sur rondin 2 j après pénétration
—	+	+	+	0	0	0	0	—	0
	Déchets de forage 1 j après pénétration	Déchets de forage 3 j après pénétration	Déchets de forage 5 j après pénétration	Déchets de forage 10 j après pénétration	Déchets de forage 18 j après pénétration				Déchets de forage 2 j après pénétration
	+	+	+	0	0				+

Adultes après maturation sexuelle et avant accouplement

Femelles sur rondin après pénétration	Femelles sur rondin 1 j après pénétration	Femelles sur rondin 2 j après pénétration	Femelles sur rondin 4 j après pénétration	Femelles sur rondin 10 j après pénétration	Femelles sur rondin 17 j après pénétration	Femelles sur rondin 21 j après pénétration	Mâles sur rondin 21 j après pénétration		
++	++	+++	+++	++	++	++	+		
Femelles isolées avant pénétration sur rondin	Femelles isolées 1 j après pénétration	Femelles isolées 2 j après pénétration	Femelles isolées 4 j après pénétration	Femelles isolées 10 j après pénétration	Femelles isolées 17 j après pénétration	Femelles isolées 21 j après pénétration	Mâles isolés 21 j après pénétration		
++	++	++	+++	0	+	+	0		
	Déchets de forage 1 j après pénétration	Déchets de forage 2 j après pénétration	Déchets de forage 4 j après pénétration	Déchets de forage 10 j après pénétration	Déchets de forage 17 j après pénétration	Déchets de forage 21 j après pénétration			
	++	+++	+++	+	++	—			

TABLEAU 3 (suite)

Adultes après maturation sexuelle et accouplement									
Mâles et femelles sur rondin 1 j après pénétration	Mâles et femelles sur rondin 3 j après pénétration	Mâles et femelles sur rondin 5 j après pénétration	Mâles et femelles sur rondin 7 j après pénétration	Mâles et femelles sur rondin 11 j après pénétration	Mâles et femelles sur rondin 17 j après pénétration	Mâles et femelles sur rondin 21 j après pénétration	Femelles après ponte 2 j après repénétration s/nouv. rond.	Femelles après ponte 3 j après repénétration s/nouv. rond.	
+++	+++	+++	+++	+	++	+	+	++	
Déchets de forage M et F 1 j après pénétration	Déchets de forage 3 j après pénétration	Déchets de forage 5 j après pénétration	Déchets de forage 7 j après pénétration	Déchets de forage 11 j après pénétration	Déchets de forage 17 j après pénétration	Déchets de forage 21 j après pénétration	Déchets de forage 2 j après repénétration	Déchets de forage 3 j après repénétration	
+++	++	+++	+++	+	++	—	0	+	

L'intensité d'attraction provoquée par la seule femelle augmente ensuite après sa pénétration subcorticale mais demeure toujours moyenne en l'absence de mâle et diminue enfin progressivement après une dizaine de jours.

Le pouvoir attractif de l'ensemble constitué par le rondin hébergeant seulement des femelles vierges et leurs déchets de creusement, d'abord moyen au début des pénétrations, est maximum après deux jours. Il y a donc, dans ce cas, cumul des effets attractifs provenant des femelles et de leur hôte. C'est ce que confirment les essais effectués avec les déchets de forage, résidus constitués de sciure de l'hôte et des déjections des insectes dont l'attraction augmente après deux jours de pénétration des femelles puis diminue avant le 10^e jour.

Le pouvoir attractif des rondins hébergeant des couples est toujours plus vite acquis et plus fort que dans le cas des pénétrations des seules femelles vierges. Il est maximum du 1^{er} au 7^e jour après pénétration soit durant 7 jours, bien que l'accouplement ait eu lieu entre-temps et que la ponte soit en cours. L'attraction provoquée s'affaiblit cependant en fin de période de ponte et les réactions alors obtenues semblent plutôt dues au seul « effet rondin ». Elle reprend enfin avec une intensité moyenne au moment de la repénétration des femelles sur de nouveaux rondins avant leur deuxième période de ponte.

Le pouvoir attractif des déchets de creusement suit d'ailleurs exactement la même évolution. Des expériences complémentaires montrent que l'attraction induite par ces déchets est toujours assez fugace et qu'elle disparaît au bout de trois jours de conservation à 20°C.

3. — VARIABILITÉ DES RÉPONSES A L'ATTRACTION SECONDAIRE

Nous avons établi que, par rapport à des individus « matures », l'attraction secondaire était exercée après la pénétration des femelles « matures » dans le rondin. Pour juger de l'influence de l'accouplement et de l'absence du mâle sur le phénomène nous avons utilisé une source d'attraction constituée de rondins sur lesquels avaient pénétré des femelles venant seulement d'être fécondées et n'ayant donc pas encore pondu. Une attraction d'intensité analogue à celle des femelles vierges s'est manifestée durant les 10 premiers jours, ces insectes avaient d'ailleurs pondu entre-temps, prouvant ainsi que la virginité de la femelle n'est certainement pas une condition nécessaire à l'émission des substances attractives.

Par ailleurs, en ce qui concerne le pouvoir de réponse des insectes à l'attraction, des observations effectuées en olfactomètre avec des insectes d'âges différents ont montré qu'une maturation sexuelle complète était obligatoire pour déclencher la réponse positive de l'animal aussi bien chez les individus vierges que chez ceux qui, après une première période de ponte (première génération sœur), sortent de leur hôte pour tenter d'effectuer une nouvelle pénétration (deuxième génération sœur).

L'influence du facteur trophique a également été précisée en mettant en présence d'une source attractive — constituée de rondins hébergeant 10 femelles en début de pénétration — des individus ayant effectué leur développement larvaire sur rondin puis leur nutrition de maturation sexuelle sur milieu artificiel.

La composition de ce milieu, dérivée de celle des milieux F mis au point pour *Pissodes notatus* FABR. (CARLE 1969), est la suivante : eau 100 g, liber de Pin maritime séché au four 21,50 g, glucose 2,30 g, Agar 7,15 g, levure de bière 4,30 g, mélange vitaminé 3,00 g, cellulose 3,60 g, nipagine 0,45 g, acide benzoïque 0,30 g. Une telle alimentation paraît convenir aussi bien aux larves qu'aux adultes puisqu'elle assure une mortalité minime, une bonne fécondité et fertilité, une évolution physiologique rapide et, semblait-il alors, complète. Pourtant, en tests olfactométriques, moins de 30 p. 100 des individus nourris sur ce milieu durant leur période de maturation sexuelle ont manifesté des réactions positives. D'autre part, l'expérience inverse utilisant des individus « matures » prélevés en milieu naturel, donc sensibles à une source d'attraction constituée de femelles vierges isolées ou sur rondins, a donné des résultats négatifs quand ces femelles avaient acquis leur maturation sexuelle sur milieu artificiel.

L'alimentation sur milieu artificiel paraît diminuer l'intensité des réponses à l'attraction secondaire et empêcher sa manifestation. Le facteur trophique est donc un élément essentiel conditionnant aussi bien le pouvoir attractif que la capacité de réponse. Ces observations complètent celles de PITTMAN (1966) chez *I. confusus* LÉCONTE montrant qu'une faible teneur du milieu alimentaire en produits non électrolytes réduit chez l'insecte la production de composés attractifs. Par ailleurs, HUGUES (1973) a récemment mis en évidence chez le genre *Dendroctonus* l'existence de « phéromones de contact » dont l'émission serait induite chez l'insecte par les produits résiniques émanant de l'hôte. S'il en était ainsi pour *Blastophagus* l'absence de composés terpéniques dans le milieu artificiel d'élevage pourrait expliquer la faiblesse de réponse et l'absence de pouvoir attractif des insectes élevés sur ce milieu.

Quelques précisions complémentaires ont été recherchées sur la spécificité de l'attractif émis par *B. destruens* au moyen de tests effectués avec des individus de l'espèce voisine *B. piniperda* prélevés après essaimage vers les lieux de ponte et, pour certaines expériences, en mettant en parallèle à une source attractive constituée par des femelles de *B. destruens* sur rondins, une source constituée de rondins sains.

Dans tous les cas, 50 à 70 p. 100 des individus des deux sexes de *B. piniperda* ont manifesté une réaction positive à la source attractive *B. destruens* alors que dans le même temps seulement 6 à 18 p. 100 de ceux-ci réagissaient à l'attraction des rondins sains. Ce résultat permet donc d'envisager une extension des conclusions de nos précédentes expériences à *B. piniperda*. D'autres essais de laboratoire menés exclusivement avec *B. piniperda* nous ont par ailleurs confirmé les conclusions de SCHONHERR (1973) sur l'existence d'une attraction secondaire chez cette espèce.

CONCLUSION

Les conclusions essentielles de cette étude sont la mise en évidence d'une attraction secondaire d'origine sexuelle chez *Blastophagus destruens* et la confirmation de l'existence d'un phénomène analogue chez *B. piniperda*.

Cette attraction est exercée par la femelle une fois sa maturation sexuelle acquise, avant et en l'absence d'hôte, comme pendant sa pénétration dans l'hôte, vierge ou fécondée, en absence comme en présence du mâle. L'attractivité se maintient même après le début de la ponte puis diminue progressivement. La présence du couple dans

la galerie semble l'intensifier. Comme paraît le montrer la faiblesse de réponse et l'absence de pouvoir attractif des adultes ayant acquis leur maturation sexuelle sur milieu artificiel dénué de tout produit terpénique caractéristique de l'hôte, le facteur trophique joue un rôle prépondérant dans le déterminisme des phénomènes d'attraction. Enfin les individus des deux sexes de *B. piniperda* réagissent positivement aux attractifs émis par la femelle de *B. destruens*.

A la lumière de ces résultats, il paraît logique d'admettre que, comme chez la plupart des Scolytides de conifères (CARLE 1974), l'attraction secondaire chez le genre *Blastophagus* représente un mode de communication inter et intraspécifique faisant intervenir des phéromones, composés très volatils produits par les premiers insectes pénétrants (individus pionniers) puis excrétés avec leurs déchets de creusement.

En règle générale, une grande analogie paraît exister entre nos conclusions et les résultats obtenus aux U. S. A. chez différentes espèces de *Dendroctonus* (JANTZ et RUDINSKY 1965, 1966, RENWICK et VITÉ 1968, VITÉ et CROZIER 1968 etc.) genre qui, sur le plan systématique, est très voisin de *Blastophagus* et dont une espèce particulièrement dangereuse *D. micans* est présente en France depuis quelques années. Une telle concordance doit donc être considérée comme un élément particulièrement favorable qui, dans la perspective où elle continuerait à se vérifier, serait un facteur de progrès rapide aussi bien pour les recherches que dans leur application pratique.

Reçu pour publication en juin 1974.

SUMMARY

SECONDARY ATTRACTION OF SEXUAL ORIGIN IN *BLASTOPHAGUS DESTRUENS* WOLL. (COL. SCOLYTIDAE)

This study points out a secondary attraction of sexual origin on *Blastophagus destruens* and confirms that a similar phenomenon exists for *B. piniperda*.

This attraction is caused by the female after the sexual maturation, before and in absence of the host-plant as during the host-boring, virgin or mated, in absence as in presence of the male.

Attractiveness is even continuous after the beginning of the laying period and then decreases. The presence of the couple in the gallery increases attractiveness.

The trophic factor is preponderant in the determinism of attraction. This attraction is probably due to an emission by females of substances like pheromones excreted with boring dust out of the laying gallery.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BEDARD W. D., SILVERSTEIN R. M., WOOD D. L., 1970. Bark beetle pheromones. *Science*, **167**, 1638-1639.
- CARLE P., 1969. Milieux artificiels pour l'élevage de *Pissodes notatus* (Col. Curculionidae) et autres xylophages du pin maritime. *Ann. Sci. forest.*, **26** (3) 397-406.
- CARLE P., 1971. Les phénomènes présidant aux successions d'insectes dans le dépérissement du pin maritime du Var. Lutte biologique en forêt. Pont-à-Mousson nov. 1969. *Ann. Zool. Ecol. anim.*, n° hors série, 177-192.

- CARLE P., 1973. Le dépérissement du pin mésogéen en Provence. Rôle des insectes dans les modifications d'équilibre biologique des forêts envahies par *Matsucoccus feytaudi* DUC. (Coccoidea, Margarodidae). Thèse. Fac. Sci. Bordeaux.
- CARLE P., 1975. Les phéromones chez les Scolytides des Conifères. *Ann. Zool. Écol. anim.* (sous presse).
- HUGUES P. R., 1973. *Dendroctonus* : Production of pheromones and related compounds in response to host monoterpenes. *Z. ang. Ent.*, **73**, 294-312.
- JANTZ O. K., RUDINSKY J. A., 1965. Laboratory and field methods for assaying olfactory responses of the Douglas-fir beetle, *Dendroctonus pseudotsugae* HOPKINS. *Can. Entomol.*, **97**, 935-941.
- JANTZ O. K., RUDINSKY J. A., 1966. Studies of the olfactory behavior of the Douglas fir beetle *Dendroctonus pseudotsugae* HOPKINS. *Tech. Bull. Ore. Agric. Exper. Ste.* n° 94, 38 p.
- KANGAS E., PERTTUNEN V., OKSANEN H., RINNE M., 1965. Orientation of *Blastophagus piniperda* L. (Col. Scolytidae) to its breeding material. Attractant effect of alpha-terpineol isolated from pine rind. *Ann. Ent. Fenn.*, **31**, 61-73.
- LEJEUNE R. R., McMULLEN L. H., ATKINS M. D., 1961. The influence of logging on Douglas-fir beetle populations. *For. Chron.*, **37**, 308-314.
- LEKANDER B., 1971. On *Blastophagus destruens* and a description of its larva (Coleoptera Scolytidae). *Ent. Tidskr.* **92**, 3-4, 271-276.
- PERTTUNEN V., OKSANEN H., KANGAS E., 1970. Aspects of external and internal factors affecting the olfactory orientation of *Blastophagus piniperda* (Coleoptera Scolytidae). *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, (13) 293-298.
- PITMAN B. G., 1966. Studies on the pheromones of *Ips confusus* (LEC). III. The influence of host material on pheromone production. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **26**, 146-158.
- PITMAN G. B., 1969. Pheromone response in pine bark beetle. Influence of host volatiles. *Science*, **166**, 905-906.
- RENWICK J. A. A., VITÉ J. P., 1968. Isolation of the population aggregating pheromone of the southern pine beetle. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 65-68.
- RUDINSKY J. A., 1963. Response of *Dendroctonus pseudotsugae* HOPKINS to volatile attractants. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **22**, 23-38.
- SCHONHERR J., 1972. Une nouvelle phéromone émise par *Myelophilus piniperda* L. (Coleopt. Scolytidae). *Z. angew. Entomol.*, **71**, 410-413.
- STARK R. W., 1968. Substances attractives chez les Scolytides. *Bull. Soc. Ent. Suisse*, **41**, 245-252.
- VITÉ J. P., CROZIER R. G., 1968. Studies on the attack behavior of the southern pine beetle. IV. Influence of host condition on the aggregating pattern. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 87-93.
- VITÉ J. P., RENWICK J. A. A., 1968. Insect and host factors in the aggregation of the southern pine beetle. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **24**, 61-63.
- VITÉ J. P., BAKKE A., RENWICK J. A. A., 1972. Pheromones in *Ips* (Coleoptera : Scolytidae) : occurrence and production. *Can. Entomol.*, **104**, 1967-1975.
- WOOD D. L., VITÉ J. P., 1961. Studies on the host selection behavior of *Ips confusus* (LECONTE) (Coleoptera : Scolytidae) attacking *Pinus ponderosa*. *Contrib. Boyce Thompson Inst.*, **721**, 79-95.

INFLUENCE DE L'ÂGE ET DU DEGRÉ D'ÉPUISEMENT DES FEUILLES D'AGRUMES SUR LE DÉVELOPPEMENT DE *PANONYCHUS CITRI* MCGREGOR ⁽¹⁾

M. MIJUŠKOVIĆ

avec la collaboration technique de Z. DJUROVIĆ et S. RADULOVIĆ

*Institut d'Agriculture,
Titograd (Yougoslavie)*

RÉSUMÉ

L'influence de l'âge des feuilles d'agrumes et du degré de leur épuisement par les attaques antérieures de *Panonychus citri* MCGREGOR sur l'évolution postembryonnaire et sur la fécondité des femelles de cet acarien, ont été étudiés dans les conditions de laboratoire. Des élevages d'acariens ont été effectués sur de très jeunes feuilles n'ayant pas encore atteint la moitié de leur taille normale, sur des feuilles jeunes mais déjà développées, sur des feuilles âgées, de même que sur des feuilles jeunes et matures à des stades d'épuisement différents.

INTRODUCTION

Lors de l'élevage en laboratoire de *Panonychus citri* sur feuilles d'agrumes, nous avons constaté que le développement de cet acarien phytophage ne se déroulait pas toujours selon nos prévisions et que même, en certains cas, l'élevage échouait. Dans des conditions identiques mais sur d'autres feuilles, le développement fut normal. En examinant de plus près ce phénomène, nous sommes venus à la conclusion que l'âge des feuilles et le degré des dégâts occasionnés antérieurement par *P. citri* pouvaient avoir une certaine influence.

HENDERSON et HOLLOWAY (1942) avaient constaté que *P. citri* pondait davantage d'œufs sur les jeunes feuilles que sur les feuilles âgées et également de préférence sur les feuilles saines ou peu attaquées par des passages antérieurs de cet acarien. Des résultats semblables ont été obtenus aussi par MUNGER (1963). CHENG (1966),

(1) Ce travail fait partie d'un projet financé partiellement par les fonds de U. S. D. A., sous le P.L. 480.

dans ses observations en plein air, est venu également à la conclusion que *P. citri* présente des populations plus nombreuses sur les jeunes feuilles. Nos premières constatations se sont en principe accordées avec les résultats des auteurs cités, mais une différence est tout de même apparue lorsqu'il est question de très jeunes feuilles que nous avons, elles aussi, prises en considération. Le problème était par lui-même intéressant et demandait une explication autant pour pouvoir tirer des conclusions valables lors de l'étude, au moyen d'élevage, de la bioécologie de *P. citri*, que pour la compréhension du phénomène de la diminution rapide des populations d'acariens même lorsque les conditions climatiques demeurent longtemps favorables à leur évolution et lorsque leurs ennemis naturels sont relativement rares.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Des feuilles d'agrumes, d'âge et de degré d'épuisement occasionné par *P. citri* variables, ont été utilisées. Les feuilles récoltées ont été mises, selon la méthode de Rodriguez, dans des boîtes de Petri, sur un support d'ouate humide, les bords des feuilles étant eux-mêmes protégés d'ouate humide pour maintenir les feuilles dans un bon état de fraîcheur.

P. citri a été élevé sur ces feuilles à températures variables et également à des températures constantes. On a porté sur ces feuilles soit des larves à peine écloses soit des deutonymphes ou des femelles à peine métamorphosées. Dans le premier cas nous avons suivi l'évolution des larves jusqu'au stade d'adultes (longévité, mortalité) et ensuite la ponte des femelles obtenues. Dans le second cas, nous avons suivi le rythme des pontes. De cette façon a pu être démontrée l'influence de l'âge et du degré d'épuisement des feuilles sur la durée de l'évolution larvaire, sur la mortalité, de même que sur la fécondité des femelles, aussi bien celles obtenues à partir de larves élevées totalement sur de telles feuilles que celles qui ont été expérimentées à partir du dernier stade larvaire ou du stade adulte.

Dans nos études nous avons considéré comme « très jeunes feuilles » celles à peine développées, de préférence les terminales qui n'ont pas encore atteint la moitié de leur grandeur définitive, de couleur vert pâle, de consistance molle et tendre. Par « jeunes feuilles » nous entendons celles qui ont atteint leur grandeur normale mais non pas leur couleur et leur consistance définitives. Le terme « feuilles matures » se rapporte aux feuilles dont la grandeur, la couleur et la consistance ne changeront apparemment plus. Ces dernières ont plus de quatre mois.

Les feuilles « peu endommagées » sont celles sur lesquelles sont visibles des traces de l'alimentation de *P. citri* mais dont la majeure partie de la surface est saine. Les « feuilles fortement ou très endommagées » sont celles dont la surface a pris l'aspect caractéristique marbré et la couleur grisâtre.

I. — INFLUENCE DE L'ÂGE DES FEUILLES SUR L'ÉVOLUTION LARVAIRE ET LA FÉCONDITÉ DES FEMELLES

A. — Influence sur l'évolution larvaire

L'influence de l'âge des feuilles sur l'évolution post-embryonnaire de *P. citri* a été étudiée en fonction de températures variables et constantes, à diverses périodes de l'année. Les résultats ainsi obtenus ont été rassemblés dans les tableaux 1 et 2.

D'après les données des tableaux 1 et 2, on peut constater que de jeunes larves mises sur des très jeunes feuilles encore non développées des pousses terminales (a) n'ont pu trouver les conditions favorables à leur évolution. A toutes les températures expérimentées, les larves ont succombé dès les stades I et II. Si, exceptionnellement,

TABLEAU I

Influence de l'âge des feuilles sur l'évolution post-embryonnaire de P. citri à des températures variables

Température moyenne (°C)	Catégorie de feuilles	Nombre de larves expérimentées	Durée moy. de l'évolution en jours	Nombre d'adultes obtenus				La plus courte durée de		Observations
				♀	♂	total	p. 100	période préoviposition	de l'éclosion des larves à la ponte	
22	a	15	10	1	1	2	13,3	—	—	Les autres larves ont suc- combé au stade I et II. Les adultes obtenus ont succombé avant le début de la ponte
	b	15	9	8	1	9	60,0	2	11	
	c	15	9,5	10	5	15	100	3	13	
30	a	60	8	—	2	2	3,3	—	—	Les autres larves ont suc- combé
	b	60	5	38	15	53	88,3	2	7	
	c	30	5,95	11	10	21	70,0	2	7	
32	a	15	—	—	—	—	—	—	—	Toutes les larves ont suc- combé au stade II
	b	15	5	12	1	13	86,67	1	6	
	c	16	5	6	1	7	46,67	1	6	Les autres larves ont suc- combé

a : Très jeunes feuilles terminales.

b : Jeunes feuilles.

c : Feuilles matures.

TABLEAU 2

Influence de l'âge des feuilles sur l'évolution post-embryonnaire de P. citri à la température constante de 28°C

Catégorie de feuilles	Nombre de larves étudiées	Durée moy. de l'évolution larvaire en j	Nombre d'adultes obtenus				La plus courte durée de		Observations
			♀	♂	total	p. 100	période de préoviposition	de l'éclosion des larves à la ponte	
<i>a</i>	30	—	—	—	—	—	—	—	Toutes les larves ont succombé, la dernière après 8 jours
<i>a</i> ₁	60	7,55	13	16	29	48,3	—	—	Les adultes n'ont pas pondu
<i>b</i>	60	6,20	31	14	45	75,0	1	7	
<i>c</i>	60	6,31	39	18	57	95,0	1	7	

a : Très jeunes feuilles terminales, n'ayant pas encore atteint la moitié de leur grandeur normale.

*a*₁ : Feuilles terminales plus développées ayant atteint leur grandeur normale mais non la couleur. Se situent entre « *a* » et « *b* », plus près de ce dernier.

b : Jeunes feuilles développées.

c : Feuilles âgées.

les larves arrivaient au stade adulte, c'est vraisemblablement parce que, dans ce cas précis, les feuilles, quoique très jeunes, avaient atteint un développement plus avancé. Ceci est confirmé par les données du tableau 2 où l'on voit que pour de très jeunes feuilles mais tout de même un peu plus développées (a_1), le stade adulte a pu être atteint dans presque 50 p. 100 des cas. Cependant, même si la larve réussit à terminer son évolution, les femelles ne sont pas capables de pondre.

L'évolution des larves se déroule normalement sur les feuilles jeunes mais tout à fait développées. En ce qui concerne la durée de l'évolution, il n'y a pas de différence significative entre les jeunes feuilles et les feuilles plus âgées. Même pour ce qui est de la mortalité des larves, aucune différence significative n'a pu être notée entre les deux cas. Il en est de même de la période de préoviposition des femelles obtenues, qui, sous les mêmes conditions, est pratiquement identique.

B. — Influence de l'âge des feuilles sur la fécondité des femelles

Pour l'étude de l'influence de l'âge des feuilles sur le cours de la ponte et le nombre d'œufs, nous sommes partis de larves du stade III (deutonymphes) ou de femelles à peine métamorphosées ; elles ont été placées sur les catégories de feuilles correspondantes, dans ce cas là uniquement sur de très jeunes feuilles (a) et sur les feuilles d'âge moyen normalement développées (c).

Le tableau 3 illustre la fécondité de *P. citri* dont les deutonymphes et ensuite les adultes se sont développés sur des feuilles d'âge différent à la température de 24°C.

TABLEAU 3

Influence de l'âge des feuilles sur la fin de l'évolution larvaire et la production d'œufs par femelle obtenue

Catégorie de feuilles	Nombre de deutonymphes	Nbre d'adultes obtenus	Nombre d'œufs pondus en 10 j.	Observations
Très jeunes feuilles terminales (a)	20	16	—	Femelles ayant succombées au cours des 12 jours et qui n'ont pas pondu
Feuilles d'âge moyen (c)	20	20	261	

Le tableau 4 montre la diversité du nombre d'œufs pondus et la mortalité des femelles placées, dès le stade adulte, sur des feuilles d'âge différent.

Le tableau 5 montre le rythme de la ponte et de la mortalité des femelles du premier au sixième jour, à la température de 22°C.

Les très jeunes feuilles ne permettent donc pas l'évolution larvaire complète de *P. citri*. Les femelles obtenues ne pondent absolument pas et succombent par la suite (tabl. 3).

TABLEAU 4

*Ponte des femelles qui ont été transposées au stade adulte
sur les feuilles d'âge différent*

Catégorie de feuilles	Nombre de femelles étudiées	Nombre d'œufs pondus en 5 jours		Femelles mortes en 5 jours	
		total	pour 1 ♀	nombre	p. 100
Très jeune feuille terminale (a)	40	44	1,1	29	72,5
Feuille d'âge moyen (c)	40	299	7,5	10	25

TABLEAU 5

*Influence de l'âge des feuilles sur le rythme des pontes
et la mortalité des femelles*

Catégorie des feuilles	1 ^{er} jour		2 ^e jour		3 ^e jour		4 ^e jour	
	Nbre de femelles	Œufs pondus	Nbre de femelles	Œufs pondus	Nbre de femelles	Œufs pondus	Nbre de femelles	Œufs pondus
a	20	28	20	4	20	2	4	—
c	20	57	19	26	19	23	18	9

Catégorie des feuilles	5 ^e jour		6 ^e jour		Total œufs		Total des femelles mortes en 6 jours	
	Nbre de femelles	Œufs pondus	Nbre de femelles	Œufs pondus	Pour 6 jours	Le 1 ^{er} jour	nombre	p. 100
a	1	—	—	—	34	28	20	100
c	14	11	14	5	131	57	6	30

De même que les très jeunes feuilles ne conviennent pas à l'évolution de *P. citri*, les femelles (issues de larves normalement nourries) ne trouvent pas les conditions de vie valables si elles sont obligées de se nourrir et de pondre sur de très jeunes feuilles. Sur des feuilles jeunes ou d'âge moyen (c), les femelles pondent en 5 jours sept fois plus d'œufs que sur de très jeunes feuilles, avec une mortalité trois fois moindre (tabl. 4). Sur de très jeunes feuilles les femelles ne pondent pratiquement que le premier jour, et là aussi presque deux fois moins d'œufs que sur des feuilles

plus âgées. En outre, sur les très jeunes feuilles les femelles ne vivent que 3-4 jours et succombent ensuite (tabl. 5).

En bref, nos études ont démontré que les très jeunes feuilles d'agrumes ne conviennent ni à l'évolution de *P. citri*, ni à la vie et à la ponte des femelles adultes.

II. — INFLUENCE DU DEGRÉ D'ÉPUISEMENT DES FEUILLES SUR L'ÉVOLUTION DES LARVES ET SUR LA FÉCONDITÉ DES FEMELLES

Parallèlement à l'étude de l'influence de l'âge des feuilles, nous avons vérifié l'influence du degré d'épuisement des feuilles de *citrus* sur l'évolution de *P. citri* et sur la fécondité des femelles.

Par la même méthode précédemment citée, *P. citri* a été placé, dès son éclosion, sur les feuilles saines, jeunes ou d'âge moyen, d'une part et sur des feuilles de divers degrés d'épuisement d'autre part. Nous avons suivi la durée de l'évolution post-embryonnaire à des températures différentes. Les résultats obtenus ont été groupés dans les tableaux 6 et 7. L'analyse de variance nous montre que la durée de l'évolution est, à la température moyenne de 30°C, significativement plus courte sur les feuilles saines que sur des feuilles moyennement épuisées. Cette différence est très significative entre les feuilles saines et celles très atteintes ($P < 0,01$). La durée de l'évolution sur des feuilles très épuisées peut, dans certains cas, même doubler comparativement à celle des feuilles saines.

En ce qui concerne le nombre d'œufs pondus, la différence est encore plus grande. Les femelles pondent davantage d'œufs sur des feuilles saines, et de moins en moins à mesure que les feuilles sont plus endommagées. C'est ainsi que sur des feuilles très atteintes (dont la surface a pratiquement perdu toute couleur normale) les femelles ne pondent plus. Quoique le nombre de femelles sur feuilles saines soit plus grand (2 à 3 fois) que sur feuilles endommagées, la différence n'est pas en proportion avec celle du nombre d'œufs pondus, car pour le même nombre de femelles, le nombre d'œufs produits sur feuilles saines et sur feuilles endommagées était dans le rapport de 46 à 1.

DISCUSSION

Nos études ont partiellement confirmé les résultats de travaux d'autres auteurs quand il est question de l'influence de l'altération des feuilles sur le nombre d'œufs produits et la mortalité de l'araignée rouge des agrumes (HENDERSON et HOLLOWAY, 1942 ; JEPSON *et al.*, 1957). Cependant, il ressort de nos recherches que les très jeunes feuilles ne conviennent pas à l'évolution de *P. citri* et même les femelles qui s'étaient normalement développées sur des feuilles moyennement âgées, une fois transportées sur de telles feuilles, n'ont pondu à peu près normalement que le premier jour. La nourriture impropre ou déficiente influence nettement l'oviposition et amorce une mortalité précoce des femelles.

TABLEAU 6

Influence du degré d'épuisement des feuilles occasionné par P. citri sur l'évolution post-embryonnaire de cet acarien à la température moyenne de 30°C

Catégorie de feuilles	Nombre de larves du stade I	Durée moyenne de l'évolution larvaire en jours	Nombre d'adultes obtenus				La plus courte durée en jours	
			♀	♂	total	p. 100	période de préoviposition	de l'éclosion à la ponte
Feuilles saines	60	5,00	38	15	53	88,3	2	7
Feuilles peu endommagées	30	5,85	11	9	20	66,6	2	7
Feuilles très endommagées	60	7,44	18	7	25	41,6	3	9

TABLEAU 7

Évolution post-embryonnaire de P. citri et fécondité des femelles en rapport avec le degré d'épuisement des feuilles de citrus à la température constante de 28°C

Catégorie de feuilles	Degré d'épuisement	Nombre de larves du stade I	Durée moyenne de l'évolution larvaire en jours	Nombre d'adultes obtenus				La plus courte durée de		Nombre d'œufs produits
				♀	♂	total	p. 100	période de préoviposition	de l'éclosion à la ponte	
Feuilles saines d'âge moyen		20	5,00	9	4	13	65,0	1	6	138 en 3 jours 260 en 6 jours
Feuilles endommagées de même âge	+	20	5,87	5	11	16	80,0	2	7	44 en 6 jours
	++	20	6,70	4	6	10	50,0	2	8	19 en 5 jours
	+++	20	9,00	3	1	4	20,0	3	14	1 en 3 jours

Compte tenu du fait que, dans la nature, les femelles migrent sur des jeunes feuilles qui ont déjà atteint leurs dimensions définitives mais non encore leur couleur et leur consistance, et y déposent leurs œufs, nos constatations peuvent, en une certaine mesure, paraître contradictoires avec ces faits (quoique elles se rapportent à des feuilles plus jeunes cependant). Il faut, toutefois, mentionner que dans la nature il se passe quelques jours entre la période de la ponte des œufs et celle de la sortie des larves (à la température moyenne de 20°C environ, l'incubation dure de 10 à 11 jours). Pendant ce temps les feuilles continuent à se développer très rapidement et modifient leur constitution, alors que dans les conditions expérimentales les feuilles demeurent en principe inchangées et par conséquent continuent à être impropres à l'évolution de *P. citri*. Il est nécessaire de souligner particulièrement que dans les cas où nous avons effectué des élevages parallèles sur les semis des citrus, nous avons remarqué que les femelles, après avoir pondu sur des feuilles de catégorie « b », cherchent à les quitter ensuite. Le plus souvent nous les avons trouvées mortes sur la lanoline avec laquelle nous avons isolé les feuilles au niveau des pétioles.

Les études concernant l'influence de l'âge des feuilles et l'état de leur épuisement sur l'évolution de *P. citri* et la production des œufs expliquent un phénomène écologique et c'est là leur mérite. Pour ce qui relève de l'influence de l'âge des feuilles, les résultats obtenus avec les très jeunes feuilles ont une signification plutôt théorique, car dans la nature il n'advient pas que *P. citri* demeure sur les feuilles qui ne lui conviennent pas. Cependant, s'il est survenu une défoliation importante des arbres pour une raison quelconque, *P. citri* peut se trouver dans une telle situation. Il est aussi très important, lors des études sur *P. citri* en laboratoire, d'utiliser les feuilles d'un même âge, et d'éviter les feuilles très jeunes, pour avoir des résultats comparables et valables.

Plus courant est le cas où, par suite d'une forte attaque de *P. citri*, tout le feuillage soit à un tel point détérioré que surviennent des conditions absolument incompatibles à toute évolution ultérieure de l'acarien. L'un et l'autre cas peuvent être des éléments de compréhension de la chute rapide des populations de cet acarien nuisible, alors que les autres conditions ne laissent pas présager une telle diminution.

L'âge des feuilles n'est pas, bien sûr, de lui-même, un facteur suffisant pour expliquer les différences dans l'évolution de *P. citri*. La cause principale de ces phénomènes se trouve certainement dans la constitution des tissus foliaires dont *P. citri* s'alimente. L'influence de la teneur en azote, phosphore et autres éléments a été prouvée dans le cas d'autres Tétranychides (LEES, 1953 ; CHABOUSSOU, 1960 ; HENNEBERRY, 1962 ; RODRIGUEZ, 1964, etc.).

CONCLUSIONS

Les très jeunes feuilles de citrus, qui n'ont pas encore atteint leurs dimensions et constitution normales, ne conviennent pas à l'évolution de *P. citri*. Élevées sur de telles feuilles récoltées très jeunes, les larves succombent déjà au stade I et II. Si exceptionnellement elles atteignent le stade adulte, les femelles obtenues ne sont

pas capables de pondre. Les très jeunes feuilles ne conviennent pas non plus à la vie des adultes et à la production des œufs. Les femelles pondent environ sept fois moins d'œufs avec une mortalité trois fois supérieure que sur des feuilles plus développées.

Sur des feuilles jeunes mais entièrement développées, l'évolution larvaire de *P. citri* se déroule normalement. La durée de l'évolution et la mortalité des larves sont comparables à celles notées sur feuilles matures.

L'évolution larvaire de *P. citri* est plus courte sur feuilles saines ou peu endommagées que sur feuilles moyennement détériorées ; cette différence est encore plus significative entre les feuilles saines et celles qui sont très épuisées.

Les femelles produisent d'autant moins d'œufs que les feuilles sont plus endommagées ; sur des feuilles très épuisées la production d'œufs est pratiquement nulle.

Reçu pour publication en avril 1974.

SUMMARY

INFLUENCE OF AGE AND DEGREE OF LOSS IN VIGOUR OF LEAVES OF CITRUS ON DEVELOPMENT OF *PANONYCHUS CITRI* MCGREGOR

Influence of age of citrus leaves and degree of their loss in vigour by previous attack of *Panonychus citri* MCGREGOR on the post-embryonic evolution and on the fecundity of females of this mite have been studied under laboratory conditions. Rearing of mites has been performed on the very young leaves not having yet attained the half of their normal size, on the young leaves but already developed, on the aged leaves, as well as on the young and mature leaves at different stages of loss in vigour.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CHABOUSSOU F., 1960. Sur deux cas de pullulation de Tétranyques en corrélation avec les taux d'azote et de potassium dans les feuilles. Influence de certains insecticides. *Rev. Zool. agric. appl.*, **49**, 85-98.
- CHEN C.-H., 1966. Observations on the ecology of citrus red mite (*Panonychus citri* MCGREGOR) in Taiwan (en chinois, sommaire en anglais). *Pl. Prot. Bul., Taiwan*, **8**, 80-89.
- HENDERSON C. F., HOLLOWAY J. K., 1942. Influence of leaf age and feeding injury on the Citrus red mite. *J. Econ. Ent.*, **35** (5), 683-686.
- HENNEBERRY T. J., 1962. The effect of plant nutrition on the fecundity of two strains of Two Spotted Spider Mite. *J. Econ. Ent.*, **55** (1), 134-137.
- JEPPSON L. R., FLESCNER C. A., JESSER M. J., COMPLIN J. O., 1957. Influence of season and weather on citrus red mite population on lemon in Southern California. *J. Econ. Ent.*, **50** (3), 293-300.
- LEES A. D., 1953. Environmental factors controlling the evocation and termination of diapause in the fruit trees red spider mite *Metatetranychus ulmi* KOCH (Acarina ; Tetranychidae). *Ann. Appl. Biol.*, **40**, 449-486.
- MUNGER F., 1963. Factors affecting growth and multiplication of the citrus red mite, *Panonychus citri*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **56** (6), 867-874 (in *R. A. E.*, **52**, 345, 1964).
- RODRIGUEZ J. G., 1964. Nutrition studies in the *Acarina*. *Acarologia*, **6**, 342-327.

INFLUENCE D'UNE AUGMENTATION DE LA TEMPÉRATURE
SUR LA CAPACITÉ REPRODUCTRICE DES MÂLES
CHEZ LA BRUCHE DU HARICOT
(*ACANTHOSCELIDES OBTECTUS* SAY,
COLÉOPTÈRE : BRUCHIDAE)

J. HUIGNARD et J.-C. BIÉMONT

Laboratoire d'Écologie expérimentale,
Université François-Rabelais,
Avenue Monge, Parc Grand'Mont,
37200 Tours

RÉSUMÉ

Les mâles d'*Acanthoscelides obtectus*, élevés à 27°C sont placés pendant une période de durée limitée à 36°C au cours de la nymphose ou de la vie imaginale. Un traitement thermique de courte durée provoque une augmentation du pouvoir fécondant des mâles mais modifie peu leur pouvoir fertilisant. Par contre, des traitements thermiques de 6 ou 7 jours pendant la nymphose ou de 10 jours pendant la vie imaginale sont suivis d'une réduction importante du pouvoir fécondant des mâles qui émettent des spermatophores de petite taille, ayant une structure anormale. Le pouvoir fertilisant de ces mâles est également très faible ; ils émettent, en effet, beaucoup de spermatozoïdes inactifs qui ne migrent pas dans la spermathèque des femelles après la copulation.

INTRODUCTION

De nombreux travaux montrent que des variations de la température d'élevage peuvent influencer l'activité reproductrice des insectes. Les mâles semblent particulièrement sensibles à ces variations et une faible augmentation de la température peut provoquer une stérilité importante chez *Drosophila melanogaster* (DAVID *et al.*, 1971 ; LAUGE, 1972), chez *Heliothis zea* et *H. virescens* (GUERRA, 1972), chez *Carpocapsa pomonella* (PROVERBS et NEWTON, 1962), ou chez *Hypera postica* (LE CATO et

PIENKOWSKI, 1972). Un abaissement de la température d'élevage peut également induire une stérilité importante chez *Drosophila melanogaster* (KVELLAND, 1965; COHET, 1972) et chez *Schistocerca gregaria* (PAPILLON et CANTACUZENE, 1973). Chez cet Orthoptère, « l'effet stérilisant est dû à des anomalies de la différenciation spermatogénétique ; les processus de rejet cytoplasmique et de formation de la coiffe des spermatodesmes semblant particulièrement affectés par le traitement thermique » (CANTACUZENE, 1972).

Nous examinerons au cours de ce travail les conséquences d'une augmentation de la température sur la capacité reproductrice des mâles d'*Acanthoscelides obtectus*, sans nous limiter à l'étude des effets stérilisants. Chez cet insecte, en effet, la copulation n'apporte pas seulement des spermatozoïdes dans les voies génitales femelles, mais peut stimuler l'ovogenèse. L'amplitude de cet effet stimulant dépend, dans une large mesure, de l'état physiologique du mâle au moment de la copulation (HUIGNARD, 1969, 1973). Dans ces conditions, une augmentation de la température risque d'influencer, non seulement le pouvoir fertilisant des mâles (déterminé d'après la fertilité des femelles avec lesquelles ils ont copulé), mais aussi leur pouvoir fécondant, c'est-à-dire l'amplitude de la stimulation de l'ovogenèse qui suit une copulation, déterminée d'après la production ovarienne de ces mêmes femelles.

TECHNIQUES EXPÉRIMENTALES ET MATÉRIEL UTILISÉ

L'action de la température a été testée soit au cours de la nymphose, soit au cours de la vie imaginale chez des bruches de la lignée II sélectionnées par LABEYRIE (1968). Dans les deux cas, les insectes, qui sont élevés à 27°C et 70 p. 100 d'humidité relative, ont été placés pendant une période de durée variable à 36°C et 60 p. 100 d'humidité relative.

1. — Action de la température au cours de la nymphose

Il est facile de repérer les nymphes qui se trouvent dans des logettes situées à l'intérieur des grains de haricot car le tégument devient transparent à ce niveau. A ce moment, les grains sont mis à 36°C et les mâles adultes sont isolés dès la sortie de leur logette nymphale. Ils sont alors maintenus pendant 4 jours à 27°C avant d'être mis en présence de femelles. Les mâles utilisés ont subi un traitement thermique à 36°C avant l'émergence pendant 3 jours (lot 1), 5 jours (lot 2), 6 jours (lot 3), 7 jours (lot 4) (fig. 1 A).

2. — Action de la température au cours de la vie imaginale

Les mâles sont placés, dès la naissance, à 36°C pendant 3 jours (lot A), 5 jours (lot B), 7 jours (lot C), 10 jours (lot D). Après ces différents traitements thermiques, les mâles sont replacés à 27°C puis sont mis en présence de femelles (fig. 1 B).

Dans les deux séries d'expériences, les femelles vierges de la lignée II continuellement élevées à 27°C, sont âgées de 4 jours au moment des accouplements. Après une copulation, elles sont isolées pendant 20 jours en présence de grains de haricots ; leur fécondité (nombre d'œufs pondus) et leur fertilité (nombre d'œufs éclos) sont dénombrées quotidiennement. En fin d'expérience, ces femelles sont disséquées :

- le nombre d'ovocytes en rétention et la production ovarienne ⁽¹⁾ sont déterminées ;
- la spermathèque et le spermatophore sont prélevés puis examinés au microscope. On peut

⁽¹⁾ Production ovarienne : Nombre d'œufs pondus + nombre d'ovocytes en rétention après la période de ponte.

ainsi estimer le nombre de spermatozoïdes présent dans la spermathèque et la taille du spermato-phore.

L'activité reproductrice des femelles ayant copulé avec les mâles en expérience est comparée à celle de deux lots témoins placés dans les mêmes conditions pendant 20 jours (des femelles vierges et des femelles isolées après une copulation avec un mâle de 4 jours, continuellement élevé à 27°C).

Des spermatophores émis par les mâles ayant subi un traitement thermique sont fixés au Bouin alcoolique pendant 24 heures. Les coupes de 5 μ d'épaisseur sont colorées au Feulgen-picro-indigocarmin, au PAS et au Trichrome de Masson.

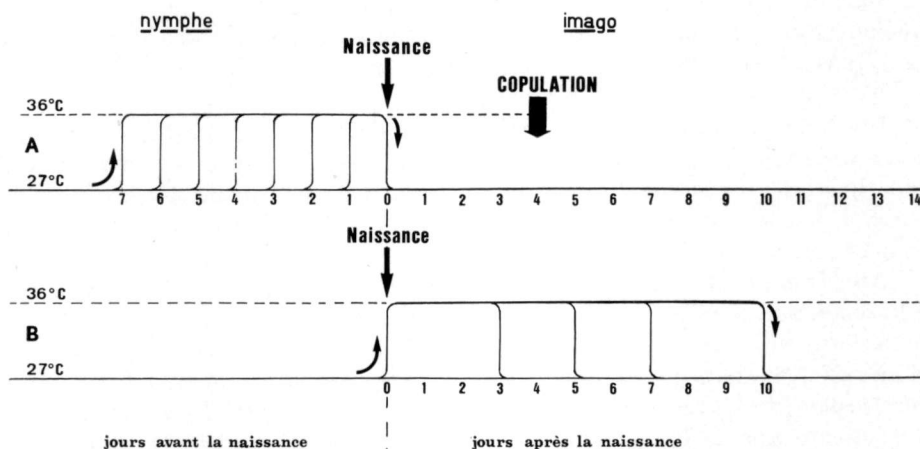


FIG. 1. — Schémas résumant les différents traitements thermiques subis par les mâles

A : Traitements au cours de la nymphose

B : Traitements au cours de la vie imaginale

RÉSULTATS

Productions ovariennes des femelles isolées après une copulation avec les mâles soumis aux différents traitements thermiques

1. Mâles placés à 36°C au cours de la nymphose.

TABEAU I

Activité reproductrice des femelles ayant copulé avec des mâles traités pendant 3, 5, 6, 7 jours à 36°C au cours de la nymphose

	Nombre de femelles	Fécondités	Productions ovariennes
Témoins vierges	43	48,7 $\pm$ 8,1	64 $\pm$ 5,6
Témoins (1 copulation) ..	44	102,5 $\pm$ 6,3	107,2 $\pm$ 5,9
Lot 1 ($\varnothing \times \sigma^3$ 3 j 36°) ...	42	127,3 $\pm$ 8,2	131,4 $\pm$ 3,1
Lot 2 ($\varnothing \times \sigma^5$ 5 j 36°) ...	43	103,1 $\pm$ 9,4	112,9 $\pm$ 8,5
Lot 3 ($\varnothing \times \sigma^6$ 6 j 36°) ...	38	88,5 $\pm$ 7,5	95,5 $\pm$ 6,8
Lot 4 ($\varnothing \times \sigma^7$ 7 j 36°) ...	45	70,4 $\pm$ 6,3	74,2 $\pm$ 6,4

Une analyse de la variance (tabl. 4) a été effectuée sur les productions ovariennes trouvées dans les lots témoins et dans les lots 1, 2, 3, 4 (tabl. 1).

L'utilisation de la méthode de Newman et Keuls (SOKAL et ROHLF, 1969) permet un classement des moyennes.

Les productions ovariennes du lot 1 sont les plus élevées ; elles sont supérieures à celles des témoins. Par contre il n'y a pas de différences significatives entre les productions ovariennes des femelles du lot 2 et celles des témoins.

Dans les lots 3 et 4, les productions ovariennes sont inférieures à celles des témoins. Les valeurs observées dans le lot 3 sont plus élevées que dans le lot 4. Cependant, dans les deux cas, ces productions ovariennes sont supérieures à celles des vierges.

Une copulation avec un mâle maintenu pendant 6 ou 7 jours à 36°C provoque donc une certaine stimulation de l'ovogenèse, mais son influence est nettement plus faible que celle d'une copulation avec un mâle continuellement élevé à 27°C. Par contre, l'effet stimulant est plus important lorsque les femelles s'accouplent avec des mâles maintenus pendant 3 jours à 36°C.

Afin de mieux préciser ce dernier phénomène, nous avons étudié, chez les insectes de la génération suivante l'influence de courts passages à 36°C (1, 2 ou 3 jours avant l'émergence) sur l'activité reproductrice des mâles. L'expérience est réalisée dans les mêmes conditions que précédemment. L'analyse de la variance (tabl. 4), suivie d'un classement des moyennes par la méthode de Newman et Keuls montre que la production ovarienne des témoins est inférieure à celle des femelles accouplées avec des mâles traités pendant 1, 2 ou 3 jours à 36°C (tabl. 2). On constate, dans les conditions expérimentales que c'est le traitement à deux jours qui semble provoquer la plus forte augmentation du pouvoir fécondant, la production ovarienne étant la plus élevée dans ce cas.

TABLEAU 2

Activité reproductrice des femelles ayant copulé avec des mâles traités pendant 1, 2, 3 jours à 36°C au cours de la nymphose

	Nombre de femelles	Fécondités	Productions ovariennes
♀ × ♂ 1 j 36°C	51	137,0 ± 5,8	143,2 ± 5,4
♀ × ♂ 2 j 36°C	26	149,9 ± 10,3	155,0 ± 0,5
♀ × ♂ 3 j 36°C	55	129,9 ± 7,1	136,3 ± 6,1
♀ × ♂ témoins	50	116,8 ± 8,2	124,2 ± 8,1

Ces différentes observations montrent donc qu'un bref séjour à 36°C au cours de la nymphose stimule le pouvoir fécondant des mâles. On observe une réduction progressive du pouvoir fécondant lorsque la durée du traitement augmente ; il est identique à celui des témoins lorsque les nymphes sont placées 5 jours à 36°C, puis devient plus faible, si les nymphes restent 6 et 7 jours à 36°C.

2. Mâles placés à 36°C au cours de la vie imaginale.

TABLEAU 3

Activité reproductrice des femelles ayant copulé avec des mâles traités à 36°C lors de la vie imaginale

	Nombre de femelles	Fécondités	Productions ovariennes
Témoins vierges	43	48,7 ± 8,1	64 ± 5,6
Témoins (1 copulation) . .	44	102,5 ± 6,3	107,2 ± 5,9
Lot A (♀ × ♂ 3 j 36°C) . .	46	112,8 ± 7,8	119,3 ± 7,5
Lot B (♀ × ♂ 5 j 36°C) . .	50	101,0 ± 7,5	106,2 ± 7,3
Lot C (♀ × ♂ 7 j 36°C) . .	49	93,2 ± 7,9	96,1 ± 7,9
Lot D (♀ × ♂ 10 j 36°C) .	48	63,8 ± 6,1	67,6 ± 5,6

Les données du tableau 3 ont été soumises à une analyse de la variance dont les résultats sont indiqués dans le tableau 4, puis sont classées en utilisant la même méthode que précédemment.

— Les productions ovariennes les plus élevées sont observées dans le lot A ; les valeurs obtenues sont, en effet, supérieures à celles des témoins. *Un traitement de 3 jours à 36°C, même à l'état imaginal, stimule donc le pouvoir fécondant des mâles.*

— Les productions ovariennes des lots B et C sont voisines de celles des témoins, les différences observées n'étant pas significatives. *Les mâles maintenus pendant 5 ou 7 jours à 36°C, ont donc sensiblement le même pouvoir fécondant que les témoins.*

— Les productions ovariennes des femelles du lot D sont nettement plus faibles que celles des témoins. D'autre part, il n'y a pas de différence significative entre les productions ovariennes du lot D et celles des femelles vierges. *Une copulation avec un mâle ayant séjourné 10 jours à 36°C, ne provoque aucune stimulation de l'ovogenèse ; ce traitement thermique supprime donc le pouvoir fécondant des mâles.*

TABLEAU 4

Analyse de la variance à un facteur contrôlé
(durée du traitement thermique des mâles) dans les trois générations

	Traitement des nymphes mâles T, 3, 5, 6, 7 j		Traitement des nymphes mâles T, 1, 2, 3 j		Traitement des mâles adultes	
	Variance	Degrés de liberté	Variance	Degrés de liberté	Variance	Degrés de liberté
Variabilité intra-traitement	554,8	249	616,3	178	548,8	274
Variabilité inter-traitement	27 196,4	5	6 204,4	3	23 541,0	5
Comparaison	F = 49,0		F = 10,6		F = 42,8	

*Cinétique de la ponte chez les femelles après une copulation
avec les mâles soumis aux différents traitements thermiques*

1. Mâles placés à 36°C au cours de la nymphose.

L'évolution quotidienne de la fécondité est examinée dans les différents lots (fig. 2) :

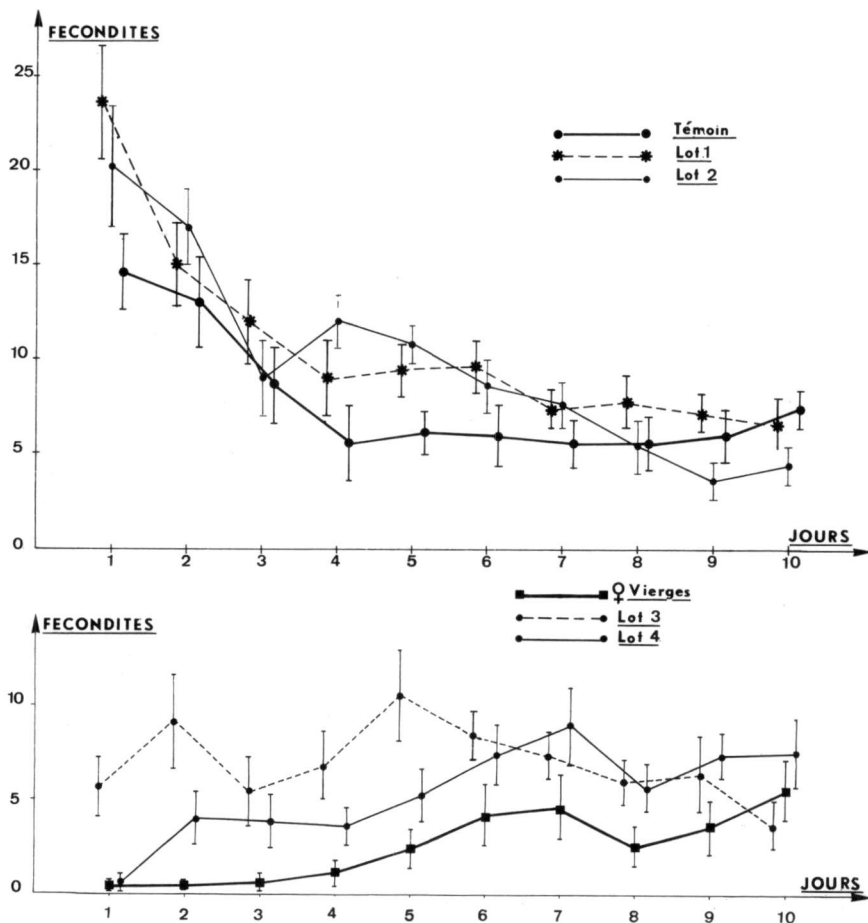


FIG. 2. — Évolution de la fécondité chez les témoins et dans les lots 1, 2, 3, 4 durant les dix premiers jours de ponte

— Chez les témoins, et, dans les lots 1, 2, la fécondité présente une valeur maximale 24 heures après la copulation, puis décroît progressivement jusqu'à la fin de l'expérience.

— Chez les femelles des lots 3 et 4, il n'y a plus cette phase de fécondité maximale qui suit la copulation, la ponte relativement faible durant les premiers jours de l'expérience tend à augmenter par la suite. Dans le lot 4, l'évolution de la courbe de ponte est semblable à celle des femelles vierges, mais les valeurs obtenues sont toujours plus importantes.

2. Mâles placés à 36°C durant la vie imaginale.

La figure 3 montre que la cinétique de ponte reste la même chez les témoins et dans les lots A ou B. On observe toujours une ponte élevée 24 heures après la copulation, suivie d'une décroissance progressive de la fécondité quotidienne.

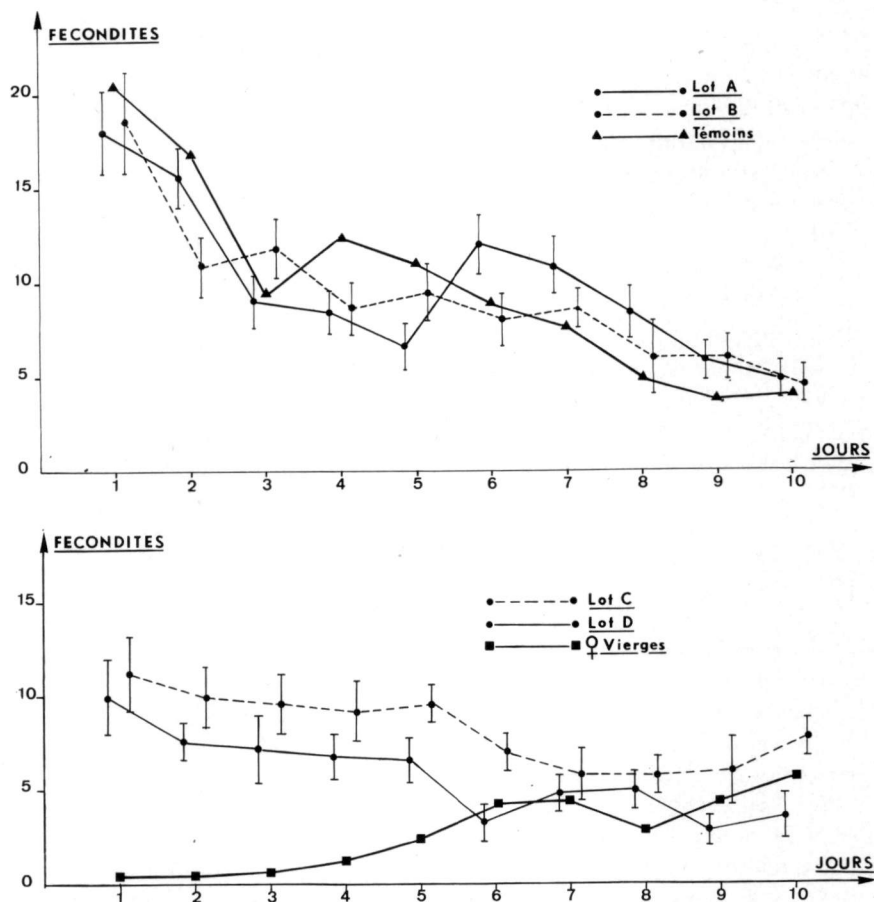


FIG. 3. — Évolution de la fécondité quotidienne chez les témoins et dans les lots, A, B, C et D durant les dix premiers jours de ponte

Lorsque les femelles se sont accouplées avec des mâles des lots C ou D, la ponte est beaucoup plus réduite, le premier jour de l'expérience. Par la suite, la décroissance de la fécondité est peu accentuée dans le lot C et la ponte se maintient à un niveau élevé durant toute la période d'émission. La cinétique de ponte est sensiblement la même dans le lot D mais les valeurs obtenues sont plus faibles. Il faut remarquer dans ce cas, que la courbe de ponte est nettement distincte de celle observée chez les femelles vierges, bien qu'il n'y ait pas de différences significatives entre leurs fécondités globales et leurs productions ovariennes.

Spermatophores émis par les mâles soumis aux différents traitements thermiques

a) Lorsque les mâles ont été placés à 36°C pendant 3 ou 5 jours, soit au stade nymphal, soit au stade imaginal, ils émettent des spermatophores dont la taille et la structure semblent identiques à celles des témoins. Toutes les sécrétions détectées par histochimie à ce niveau (HUIGNARD, 1973) peuvent être retrouvées dans ce cas.

b) Lorsque les mâles ont été placés pendant 6 ou 7 jours à 36°C lors de la nymphose, ils émettent dans la plupart des cas, de petits spermatophores qui distendent partiellement la bourse copulatrice. On observe trois types de spermatophores (Pl. I) :

- des spermatophores de structure apparemment normale (B) ;
- des spermatophores totalement dépourvus de membrane externe, ne contenant que les sécrétions présentes dans la zone centrale des témoins (D) ;
- des spermatophores dans lesquels, la sécrétion des glandes médianes qui forme la membrane (HUIGNARD, 1973) se trouve rassemblée dans la région centrale et mêlée aux autres sécrétions (C).

c) Lorsque les mâles sont placés durant les dix premiers jours de la vie imaginale à 36°C, ils produisent des spermatophores ayant la même structure que ceux émis par les mâles témoins, mais leur taille est beaucoup plus réduite.

Un séjour prolongé à 36°C semble donc perturber l'activité des glandes annexes mâles qui produisent le spermatophore au moment de la copulation.

*Fertilité des femelles isolées après une copulation
avec les mâles soumis aux différents traitements thermiques*

1. Mâles placés à 36°C durant la nymphose.

La distribution des femelles en fonction du pourcentage d'œufs fertiles est représentée figure 4 :

— Chez les témoins, la fertilité est élevée, et, dans la plupart des cas, comprise entre 80 et 100 p. 100.

Dans le lot 1, on observe une certaine modification de la répartition des femelles ; le nombre d'individus ayant une fertilité comprise entre 90 et 100 p. 100 devient, en effet, très réduit. D'autre part, on remarque l'apparition de femelles à faible fertilité. Le nombre moyen d'œufs fertiles ($f = 78,8 \pm 1,1$) déterminé sur une ponte de 20 jours est d'ailleurs inférieur à celui des témoins ($f = 90,9 \pm 0,8$) le χ^2 (270 pour 1 ddl) étant significatif.

Dans le lot 2, la distribution des femelles devient très étalée et on peut la décomposer en deux groupes :

a) des femelles dont le pourcentage d'œufs fertiles est supérieur à 50 p. 100 chez lesquelles on trouve en fin d'expérience de nombreux spermatozoïdes actifs à l'intérieur de la spermathèque. Ces femelles ont donc été accouplées avec des mâles peu sensibles à l'action de la température qui produisent dans la plupart des cas des spermatophores analogues à ceux des témoins, contenant des spermatozoïdes actifs.

b) des femelles dont le pourcentage d'œufs fertiles est inférieur à 50 p. 100, qui ne possèdent pratiquement plus de spermatozoïdes dans leur spermathèque en fin d'expérience. Ces insectes ont copulé avec des mâles très sensibles à l'action de la

température, qui produisent des spermatophores de petite taille contenant un certain nombre de spermatozoïdes inactifs. Dans ces conditions, seuls quelques gamètes mâles atteignent la spermathèque.

On peut donc distinguer à l'intérieur de cette population des mâles peu sensibles au traitement thermique, qui conservent un pouvoir fertilisant élevé et des mâles très sensibles qui ont un faible pouvoir fertilisant.

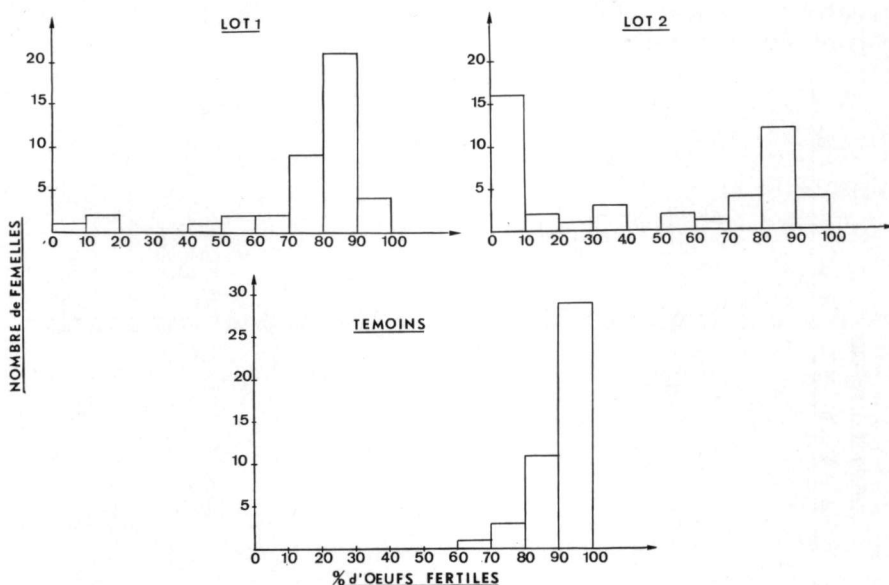


FIG. 4. — Distribution des femelles témoins et des femelles des lots 1 et 2 en fonction du pourcentage d'œufs fertiles

Dans les lots 3 et 4, la fertilité des femelles est nulle ; les mâles n'ont aucun pouvoir fertilisant. Les testicules sont profondément altérés par le traitement thermique (Pl. II B) ; les spermatozoïdes ne sont plus groupés en spermatodesmes organisés (HUIGNARD et BIEMONT, 1974) et sont toujours inactifs ; leur structure étant probablement modifiée. Ces spermatozoïdes sont cependant déposés dans le spermatophore avec les sécrétions mâles, mais ils ne gagnent jamais la spermathèque.

2. Mâles placés à 36°C pendant la vie imaginale.

La distribution des femelles en fonction du pourcentage d'œufs fertiles est représentée figure 5 :

— un traitement thermique de 3 ou 5 jours (lots A et B) modifie peu le pouvoir fertilisant des mâles, cependant le nombre de femelles ayant une fertilité comprise entre 90 et 100 p. 100 est beaucoup plus faible que chez les témoins, et, quelques insectes ont une fertilité réduite ;

— les résultats obtenus dans le lot C sont très hétérogènes ; la sensibilité des mâles à un traitement thermique de 7 jours varie donc de façon notable selon les individus ;

— la distribution observée dans le lot D est également très étalée, mais on peut constater qu'un grand nombre de femelles présente une fertilité nulle ou très réduite (comprise entre 0 et 10 p. 100). Ces femelles ont copulé avec des mâles très sensibles au traitement thermique. Dans ce cas, la structure des spermatodesmes (Pl. II C) et probablement des spermatozoïdes est modifiée dans les testicules et les vésicules séminales (HUIGNARD et BIÉMONT, 1974). Les autres femelles ont une fertilité très variable (comprise entre 30 et 90 p. 100) ; et, on trouve généralement dans leur spermathèque des spermatozoïdes actifs émis par des mâles plus ou moins résistants au traitement thermique.

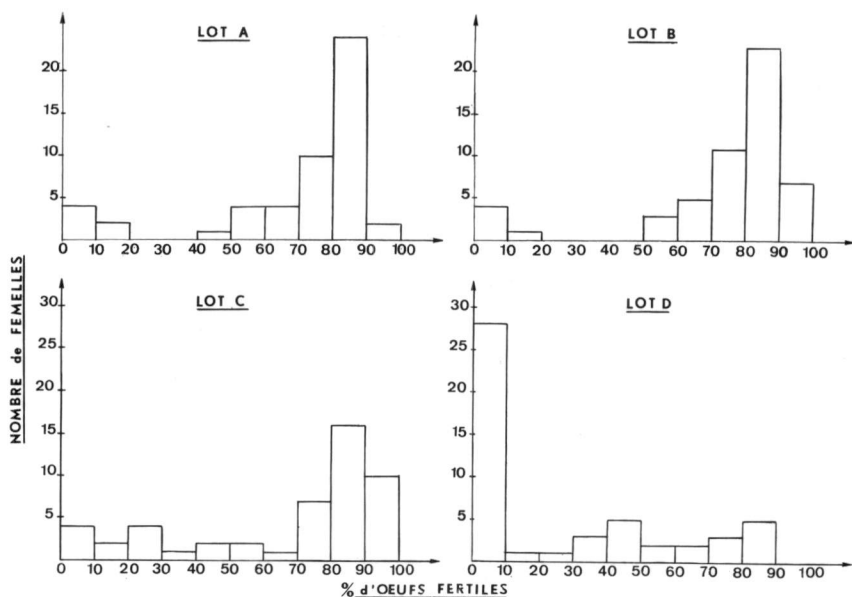


FIG. 5. — Distribution des femelles des lots A, B, C et D en fonction du pourcentage d'œufs fertiles

DISCUSSION

Les expériences réalisées montrent qu'une augmentation momentanée de la température d'élevage au cours de la nymphose ou de la vie imaginale peut modifier non seulement le pouvoir fertilisant des mâles chez *Acanthoscelides obtectus*, mais aussi leur pouvoir fécondant. Les variations dépendent de la durée du traitement thermique.

La diminution du pouvoir fertilisant, observée après un séjour à 36°C, est due à une altération de la structure des spermatodesmes, et, peut-être à une modification de l'organisation ou de la physiologie des spermatozoïdes à l'intérieur des testicules. Dans tous les cas, cependant, la spermatogenèse semble se dérouler normalement et les spermatozoïdes sont émis avec les sécrétions mâles dans le spermatophore au moment de la copulation.

Chez les nymphes, les vésicules séminales sont vides, et, les spermatozoïdes commencent à se grouper en spermatodesmes, l'action de la température provoque des altérations importantes à ce moment. Le pouvoir fertilisant des mâles est donc réduit dès la première copulation. Chez les adultes, il y a déjà des spermatodesmes dans les vésicules séminales avant le traitement et leur structure ne semble pas modifiée par un passage à 36°C pendant 3, 5 ou 7 jours. Par contre, la formation des nouveaux spermatodesmes dans les testicules est perturbée. Le pouvoir fertilisant qui reste élevé après une première copulation, risque donc de décroître lorsque l'activité sexuelle des mâles est importante. La plupart des mâles maintenus pendant 10 jours à 36°C sont stériles, bien qu'il n'y ait pas d'altérations morphologiques apparentes des spermatodesmes, à l'intérieur des vésicules séminales. Chez la bruche, comme chez *Schistocerca gregaria* (PAPILLON et CANTACUZENE, 1973), *il semble qu'un traitement thermique prolongé puisse atteindre le spermatozoïde lui-même*. Ce phénomène n'est pas particulier aux insectes, et dans de nombreux groupes zoologiques, la lignée germinale mâle est particulièrement sensible aux variations de température ; les spermatozoïdes ou les cellules sexuelles en cours de spermatogenèse, peuvent être altérés. Ainsi, chez les Mammifères, une élévation de la température testiculaire n'atteint pas les spermatozoïdes déjà formés mais provoque une dégénérescence des spermatocytes ou des spermatides puis un arrêt de la spermatogenèse qui serait dû à la libération d'enzymes protéolytiques à partir des lysosomes contenus dans certaines cellules de l'épithélium germinatif (LEE et FRITZ, 1972).

Chez la Bruche, nous avons pu constater, d'autre part que tous les mâles ne réagissaient pas de la même façon à un traitement thermique de durée déterminée ; ce phénomène est particulièrement net lorsque le séjour à température élevée n'est pas trop long (cas des mâles maintenus pendant 5 jours à 36°C lors de la nymphose). Il semble possible de sélectionner, dans ces conditions, une lignée de mâles thermorésistants, la réactivité vis-à-vis de la température étant probablement déterminée génétiquement comme FRANKEL (1973) a pu le constater chez la drosophile.

Le pouvoir fécondant des mâles peut être également modifié par un traitement thermique, il dépend, comme nous l'avons vu précédemment, de la durée de séjour à 36°C. Un traitement de courte durée, au cours de la nymphose ou de la vie imaginale, stimule le pouvoir fécondant des mâles puisque la production ovarienne des femelles avec lesquelles ils se sont accouplés est supérieure à celle des témoins. Les causes de cet effet stimulant sont jusqu'à présent hypothétiques mais on peut se demander si les conditions d'élevage habituelles (27°C, 70 p. 100 HR) sont bien celles qui permettent une reproduction optimale chez cet insecte originaire des régions chaudes d'Amérique du Sud (LABEYRIE, 1962). Une augmentation importante et momentanée de la température aurait le même effet qu'une légère élévation de la température d'élevage. Elle faciliterait le fonctionnement des systèmes enzymatiques qui doivent permettre la synthèse des sécrétions au niveau des glandes annexes mâles. Certaines sécrétions seraient peut-être produites en plus grande quantité ou seraient plus efficaces et provoqueraient un accroissement plus important de la production ovarienne.

Par contre, une augmentation de la durée du traitement thermique a un effet défavorable et le pouvoir fécondant des mâles décroît ; il devient même nul lorsque les insectes sont maintenus pendant 10 jours à 36°C. Deux facteurs peuvent être responsables de cette décroissance du pouvoir fécondant des mâles :

— la composition chimique des sécrétions a pu être modifiée car les systèmes enzymatiques responsables des synthèses au niveau cellulaire risquent d'être altérés par l'action prolongée de la température. Dans ce cas, les sécrétions émises dans le spermatophore au moment de la copulation auraient une efficacité limitée chez les femelles et ne provoqueraient qu'une faible augmentation de la production ovarienne.

— l'activité sécrétrice des glandes annexes serait plus réduite après un traitement thermique prolongé, puisque les spermatophores trouvés dans la bourse copulatrice des femelles sont de petite taille, et ont une structure modifiée par rapport à celle des mâles témoins. Deux glandes semblent particulièrement sensibles à l'élévation de température :

a) les glandes tubuleuses produisant la substance active, responsable de la stimulation de l'ovogenèse qui suit la copulation chez les femelles (HUIGNARD, 1973, 1974) ;

b) les glandes médianes qui élaborent normalement la membrane du spermatophore (HUIGNARD, 1973, 1974). Cette membrane peut être, en effet, absente, lorsque le spermatophore est produit par des mâles ayant séjourné 6 à 7 jours à 36°C au cours de la nymphose.

D'autre part, l'ordre d'émission des différentes sécrétions au cours de la formation du spermatophore pourrait être modifié par le traitement thermique. Ainsi, les sécrétions des glandes médianes qui sont normalement déversées les premières dans la bourse copulatrice, seraient émises, dans ce cas, avec les autres sécrétions. Enfin, nous avons pu observer une modification de la cinétique de ponte lorsque les femelles se sont accouplées avec des mâles ayant subi un traitement thermique prolongé. En effet, il n'y a plus d'émission importante, chez ces insectes, 24 heures après la copulation. Or, des observations antérieures (HUIGNARD, 1973, 1974) ont montré que la distension de la bourse copulatrice, liée à la présence du spermatophore, pourrait induire la ponte chez *Acanthoscelides obtectus*. Les petits spermatophores ne provoquent qu'une faible distension de la bourse copulatrice, et, il n'est pas étonnant, dans ces conditions, que l'émission soit perturbée.

En conclusion, ces expériences montrent que des variations momentanées de la température d'élevage peuvent modifier non seulement l'activité reproductrice des femelles, comme l'ont montré MENUSAN (1935) ou VOUKASSOVITCH (1958) chez *Acanthoscelides obtectus*, mais aussi influencer le pouvoir fécondant et le pouvoir fertilisant des mâles. Il ne faut donc pas se contenter d'un examen du taux de fertilisation des œufs, les actions pouvant être plus nombreuses et plus complexes.

Reçu pour publication en juin 1974.

SUMMARY

EFFECT OF AN INCREASE OF TEMPERATURE ON THE MALE REPRODUCTIVE CAPACITY OF *ACANTHOSCELIDES* *OBTECTUS* SAY (COL. BRUCHIDAE)

Acanthoscelides obtectus males which are normally reared at 27°C, have been placed at 36°C during nymphal or imaginal stage for a variable period. After this thermal treatment they have mated with females always reared at 27°C. The ovarian production of the females which have

mated with males placed during 1, 2 or 3 days at 36°C is higher than the ovarian production of the reference females (females mated with males reared at 27°C), but their fertility is lower. However, ovarian production of the females mating with males reared at 36°C for 6 or 7 days during nymphal stage, or for 10 days during imaginal stage, is lower than ovarian production of the reference females. After this treatment, the fertility is very reduced and the egg-laying rhythm is similar to that of the virgin females. A long thermal treatment perturbs the secretory activity of the paragonia, which produce spermatophore. The spermatophores are smaller and their structure is often altered. After mating, these spermatophores have a reduced stimulating effect upon oogenesis. However a long thermal treatment perturbs the spermatozoa gathering into spermatodesms and has perhaps an action upon the spermatozoa which could bring a fertility decrease. These experiments show that an increase of temperature can alter the whole reproductive activity of the males. It has therefore important consequences upon populations dynamic.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- CANTACUZÈNE A. M., LAUVERJAT S., PAPILLON M., 1972. Influence de la température d'élevage sur les caractères histologiques de l'appareil génital de *Schistocerca gregaria*. *J. Insect Physiol.*, **18**, 2077-2093.
- COHET Y., 1972. Influence de l'environnement préimaginal sur l'activité sexuelle des adultes de *Drosophila melanogaster* : effets d'une basse température de développement. *C. R. Acad. Sci.*, **274**, 3102-3105.
- DAVID J., ARENS M.-F., COHET Y., 1971. Stérilité mâle à haute température chez *Drosophila melanogaster* : nature, progressivité et réversibilité des effets de la chaleur. *C. R. Acad. Sci.*, **272**, 1007-1010.
- FRANKEL A., 1973. The timing of temperature sensitivity of leaking fertility factor mutation in male *Drosophila melanogaster*. *Genetics*, **74**, 115-132.
- GLOVER T. D., YOUNG D. H., 1973. Temperature and the production of spermatozoa. *Fert. Steril.*, **14**, 441-450.
- GUERRA A. A., 1972. Induction of sexual sterility in bollworm and tobacco budworms by heat treatment of pupae. *J. Econ. Entomol.*, **65**, 368-370.
- HUIGNARD J., 1969. Action stimulatrice du spermatophore sur l'ovogenèse chez *Acanthoscelides obtectus*. *C. R. Acad. Sci.*, **268**, 2938-2940.
- HUIGNARD J., 1973. *Influence de quelques stimulations externes dues à la copulation sur la fonction reproductrice des femelles chez Acanthoscelides obtectus*. Thèse Sciences Naturelles, Université de Tours, 206 p.
- HUIGNARD J., 1974. Influence de quelques stimulations externes dues à la copulation sur la fonction reproductrice des femelles chez *Acanthoscelides obtectus*. *Annales de Sciences Naturelles* (sous presse).
- HUIGNARD J., BIÉMONT J.-C. 1974. Variations des pouvoirs fécondants et fertilisants des mâles d'*Acanthoscelides obtectus* SAY. (Coléoptère : Bruchidae) soumis à un traitement thermique de courte durée. *Ann. Soc. ent. Fr.* (sous presse).
- KVELLAND I., 1965. Mating and fertility pattern of *Drosophila melanogaster* males exposed to different temperatures. *Hereditas*, **54**, 88-100.
- LABEYRIE V., 1962. Les *Acanthoscelides*. In BALACHOWSKY, *Entomologie appliquée à l'Agriculture*. Masson, Paris, 564 p.
- LABEYRIE V., 1968. Longévité et capacité reproductrice des lignées d'*Acanthoscelides obtectus* sélectionnées en fonction de la réponse aux stimuli de ponte. *C. R. Soc. Biol.*, **162** (12), 2203.
- LAUGÉ G., 1972. Longévité et taux de reproduction de drosophiles soumises à une température élevée. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **275**, 1251-1254.
- LE CATO G. L., PIENKOWSKI R. L., 1972. High or low temperature treatments affecting alfalfa weevil fecundity, egg fertility and longevity. *J. Econ. Entomol.*, **65**, 146-148.
- LEE L. P. K., FRITZ I. B., 1972. Studies on spermatogenesis in rat. I. Increased thermal lability of lysosomes from testicular germinal cells and its possible relationship to impairments in spermatogenesis in cryptorchidism. *J. Biol. Chem.*, **247**, 7956-7961.
- MENUSAN H., 1935. Effects of high temperature and humidity on the life of the bean weevil *Bruchus obtectus*. *Ann. Ent. Soc. Amer.*, **27**, 515-526.
- PAPILLON M., CANTACUZÈNE-SZEKELY A. M., 1973. Fertilité du criquet pèlerin (*Schistocerca gregaria* FORSK.). Effets des variations du régime thermique au cours de la vie de l'insecte. *Bull. Biol. Fr. Belg.*, **107**, 116-141.
- PROVERBS M. D., NEWTON J. R., 1962. Effect of heat on the fertility of the codling moth, *Carpocapsa pomonella* (L.) (*Lepidoptera* : Olethreutidae). *Can. Ent.*, **94**, 225-233.
- SOKAL R. R., ROHLF F. J., 1969. *Biometry*. The principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman and Co., San Fransisco, 776 p.
- VOUKASSOVITCH P., 1968. Sur le fonctionnement des ovaires chez la bruche du Haricot (*Acanthoscelide obtectus* SAY). *Letopis naucn Radova*, **2**, 3-20.

PLANCHE I

A : Coupe longitudinale dans un spermatophore émis par un mâle non traité (Bouin, Feulgen Picroindigocarmin).

B, C, D : Coupes longitudinales de spermatophores émis par des mâles soumis au traitement de 36°C pendant 6 jours (Bouin, Feulgen Picroindigocarmin).

Toutes les coupes sont à la même échelle.

1. Sécrétions
 2. Membrane externe du spermatophore
 3. Bourse copulatrice
- SPZ : Spermatozoïdes.

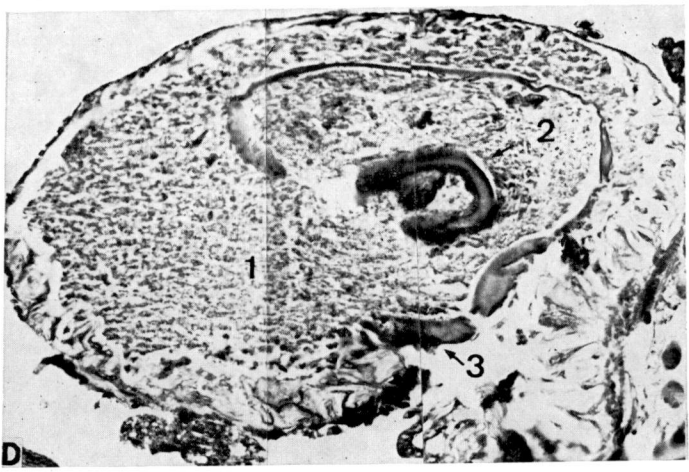
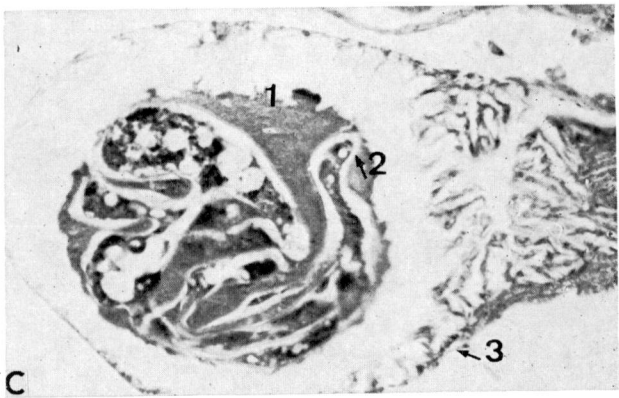
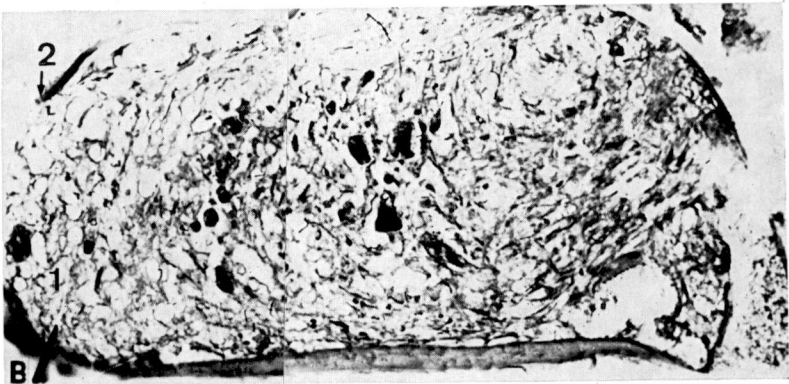
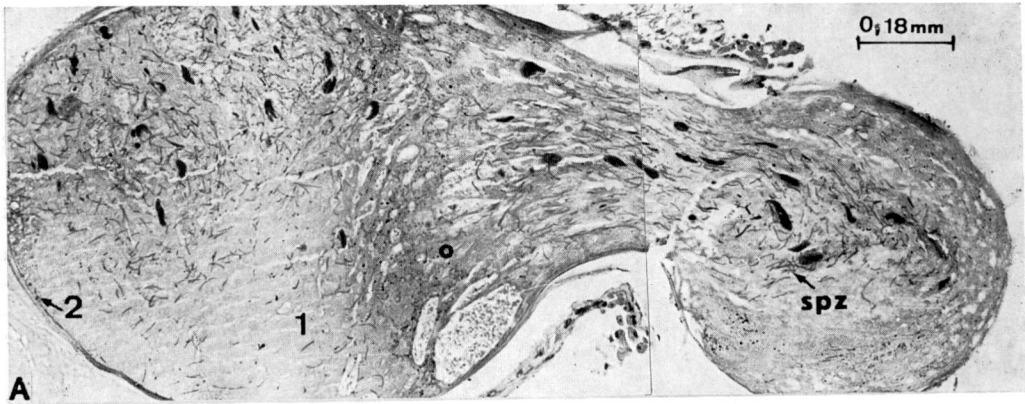


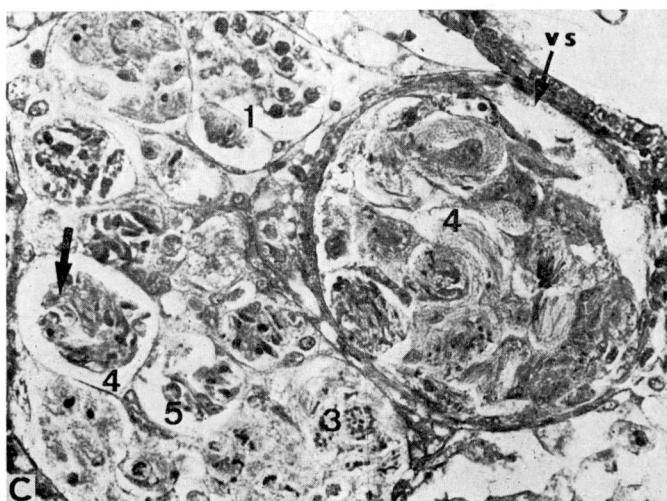
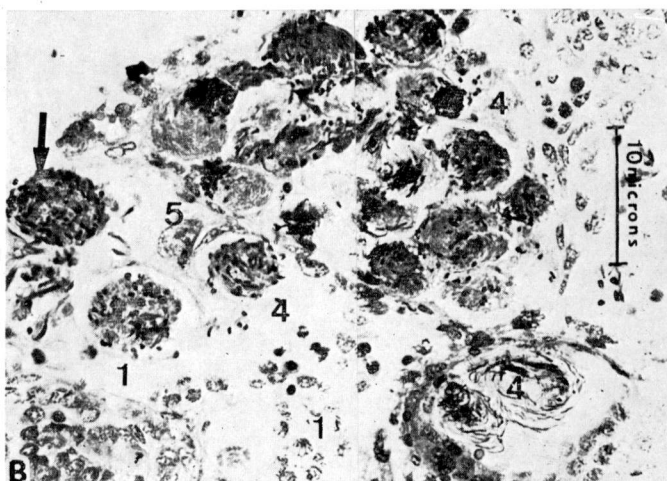
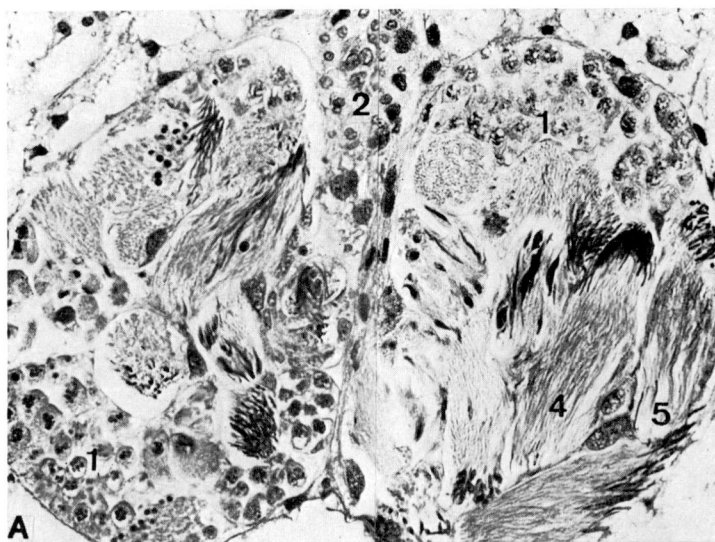
PLANCHE II

- A : Coupe transversale au niveau d'un testicule prélevé chez un mâle vierge âgé de 4 jours (Bouin, Feulgen).
- B : Coupe transversale au niveau d'un testicule prélevé chez un mâle vierge âgé de 4 jours maintenu pendant 6 jours à 36°C au cours de la nymphose (Bouin, Feulgen).
- C : Coupe transversale au niveau d'un testicule et d'une vésicule séminale chez un mâle maintenu pendant 10 jours à 36°C au cours de la vie imaginale (Bouin, Feulgen).

VS : Vésicule séminale.

1. Cyste à spermatogonies primaires et secondaires.
2. Cyste à spermatocytes.
3. Cyste à spermatides.
4. Spermatodesme.
5. Noyau d'une cellule cystique.

(Les flèches montrent les modifications qu'ont subies les spermatodesmes après le traitement thermique).



NOTE

VARIATIONS DE L'ATTRACTIVITÉ
DES PIÈGES COLORÉS DE MOERICKE EN FONCTION
DE LA LOCALISATION SPATIO-TEMPORELLE
DE L'ÉMERGENCE, DES COMPORTEMENTS SEXUELS
ET DES PHASES DE DISPERSION DE QUELQUES
ESPÈCES DE DIPTÈRES

S. BAILLIOT et P. TREHEN

Station biologique de Paimpont,
35380 Plélan-le-Grand

RÉSUMÉ

La connaissance des phases comportementales des insectes, celle de leur succession au cours du nyctémère constituent des éléments très importants pour l'interprétation des captures effectuées au piège de Moericke. Ce thème est développé à propos de quelques Diptères appartenant au genre *Hilara* (Empididae), au genre *Corynoptera* (Sciaridae), au genre *Parasmittia* (Chironomidae). Il ressort de cette étude un schéma spatio-temporel de l'efficacité des captures pour les différentes espèces étudiées.

Parmi les nombreux moyens d'investigation des populations imaginaires, la technique des pièges colorés est utilisée fréquemment, en particulier pour les Pucerons et les Diptères. Cette méthode utilisant une réaction d'orientation motrice de l'insecte à une couleur, il convient d'apprécier les différents facteurs qui motivent cette orientation. Les caractéristiques physiques des couleurs utilisées ont retenu l'attention de différents auteurs dont ROTH (1971). C'est ainsi que la composition du spectre de la lumière diffusée par la surface colorée et son importance pour l'attractivité ont été étudiées avec précision (BRUNEL et LANGOUET, 1970). On a de plus démontré que les fluctuations de captures de certains insectes dans les pièges colorés sont largement influencées par la nature du biotope et par la plante-hôte, en particulier chez *Psila rosae* (BRUNEL, 1971).

Toutefois, malgré de nombreuses remarques à ce propos, il n'existe aucune relation démontrée entre les captures et les phases comportementales de l'insecte. On peut considérer que cette influence est plus grande dans le cas d'espèces qui ne sont pas inféodées à une plante-hôte et qui effectuent des déplacements de dispersion liés ou non au renouvellement des générations.

Nous avons choisi de poser ce problème à propos de quelques espèces de Diptères à larves édaphiques appartenant aux familles des *Empididae*, *Chironomidae* et *Sciaridae*, parfois capturés en grand nombre, mais dans des conditions écologiques et éthologiques que nous essaierons de mieux décrire.

I. — DIPTÈRES EMPIDIDES

Le comportement sexuel type décrit chez *Hilara fuscipes* FAB. se distribue entre plusieurs phases successives distinctes dans l'espace et dans le temps, chez le mâle et la femelle (TREHEN, 1971).

Les mâles effectuent très tôt dans la journée des vols rapides et rasants à la surface des étendues d'eau, mares ou ruisseaux : c'est « le vol de chasse ». Ce comportement cesse au moment où s'effectue la capture d'une proie flottante (insecte ou petit objet). Les femelles entrent en activité généralement plus tard, forment des essaims très localisés, sur l'eau ou à proximité, regroupant parfois des milliers d'individus. Les mâles, porteurs d'une proie, s'élèvent au niveau de ces essaims et déclenchent une séquence de comportements caténaireux qui s'achève par la copulation en vol.

Le couple constitué (mâle et femelle + proie) effectue ensuite des déplacements très importants qui l'amènent à quitter l'essaim : c'est une phase de dispersion (fig. 5).

La localisation spatio-temporelle des essaims de femelles ainsi que l'importance des déplacements du couple sont propres à chaque espèce. La structure de ces comportements permet d'envisager une expérimentation destinée à situer la période et la localisation optimale pour la capture de ces insectes par les pièges jaunes de Moericke.

I. 1. — Méthodologie

La topographie du complexe forestier de Paimpont est caractérisée par des vallées encaissées dans lesquelles existe une grande diversité végétale, depuis le ruisseau jusqu'aux niveaux supérieurs où affleure la roche mère, les schistes rouges cambriens. Un transect transversal à la vallée de l'Aff, orienté E-W, proche de la Station biologique de Paimpont, permet de passer successivement par :

- une prairie à *Juncus silvaticus*, *Cardamina pratensis*, *Festuca rubra*, *Dactylis glomerata*...
- un bois et taillis à *Quercus pedunculata*, *Pinus communis*, *Carpinus betulus*, *Ulex europaeus*...
- une pelouse sèche à *Agrostis setacea*, *Festuca ovina* et *Cladonia* sp. où le rocher affleure.
- une lande sèche à *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* et *Ulex europaeus* (fig. 1).

Ce transect long de 70 mètres environ se prête à l'étude de la dispersion des *Hilara* puisque de nombreuses espèces sont fréquentes de mai à juillet aussi bien sur le ruisseau que sur une mare localisée dans la prairie. Le voisinage de ces deux derniers biotopes nous a permis en particulier de retrouver toutes les phases comportementales décrites ci-dessus chez cinq espèces d'*Hilara* : *H. primula* COLL., *H. interstincta* FALL., *H. maura* FAB., *H. pilosa* ZETT., *H. fulvibarba* STROBL.

Piégeages

Des cuvettes de 20 cm de diamètre au bord oblique peintes en jaune bouton d'or ⁽¹⁾ sont distribuées sur le sol dans chaque zone végétale distinguée ci-dessus. Cinq pièges sont placés à chaque niveau (fig. 1) ; ils sont à demi remplis d'eau additionnée d'un agent mouillant (teepol).

Les insectes capturés sont prélevés chaque heure, de l'aube au crépuscule. A chaque relevé, la température, l'hygrométrie, la luminosité, la vitesse et la direction du vent sont notées.

(1) Marque Ripolin n° 514 ; $\lambda = 5\ 800\ \text{\AA}$.

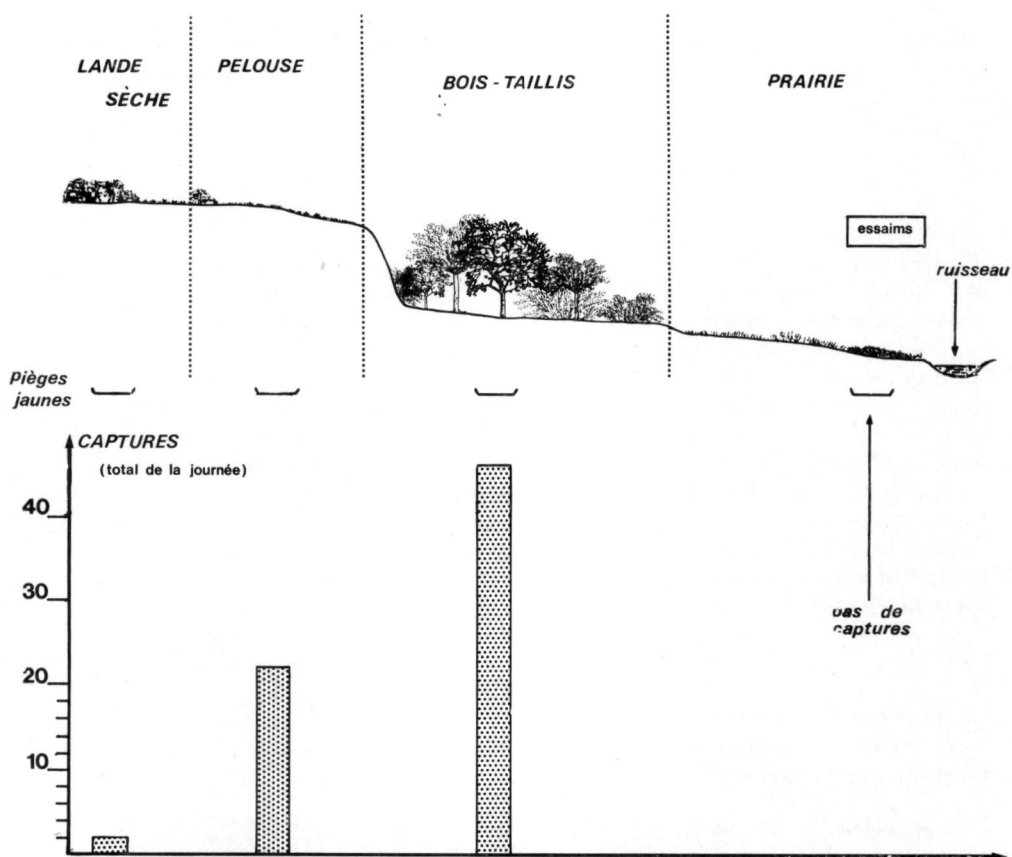


FIG. 1. — Transect, végétation, topographie, emplacement des pièges colorés.
Total des captures d'*Hilara* pour la journée du 18 mai 1972

TABLEAU I

Température et luminosité à 7 h, 12 h, 20 h
dans trois niveaux caractéristiques du transect étudié

	Température (°C)			Luminosité en Lux		
	7 h	12 h	20 h	7 h	12 h	20 h
Prairie	4	25	10	$11 \cdot 10^3$	$90 \cdot 10^3$	$42 \cdot 10^2$
Sous-bois	5	15	10,5	$35 \cdot 10^3$	$65 \cdot 10^3$	$20 \cdot 10^2$
Lande sèche	4	24,5	11,5	$11 \cdot 10^3$	$95 \cdot 10^3$	$45 \cdot 10^2$

Temps ensoleillé.

Vent faible : vitesse moyenne 4,5 m/s
direction dominante O.-S.-O.

Plusieurs journées d'observation continue nous ont permis de vérifier l'importance des facteurs climatiques, en particulier la température de l'air, la nébulosité, l'hygrométrie, sur la poursuite de l'activité de ces insectes. Les résultats présentés correspondent à des conditions ayant autorisé la poursuite des observations tout au long du jour.

La journée prise comme référence est celle du 18 mai 1972 dont les conditions atmosphériques moyennes sont groupées dans le tableau 1.

1. 2. — Localisation spatiale des captures

Le nombre total d'*Hilara* capturés au cours de la journée varie de manière très significative d'un niveau à l'autre. Ainsi les pièges situés au bord du ruisseau dans la prairie se sont révélés totalement inefficaces, aucune capture malgré la présence à quelques mètres de toute la population au moment où les femelles et les mâles effectuent leur pariaade.

Environ 70 p. 100 des captures, soit 46 individus, sont localisées dans le bois et concernent des espèces communes à celles prélevées dans les essaims à cinquante mètres de ce lieu de piégeage ; 30 p. 100 de ces captures, soit 24 individus, sont obtenues dans les pièges situés dans la pelouse sèche soit à 70 mètres des essaims et à 10 mètres en surplomb (fig. 1).

Notons que parmi les cinq espèces observées dans les essaims, *H. primula*, *H. pilosa*, *H. interstincla* sont les seules ayant été capturées dans le sous-bois, et *H. pilosa* l'unique espèce atteignant la pelouse sèche de la lande. Ceci suppose une dispersion plus ou moins sensible suivant les espèces, mais aussi une probabilité plus faible de capture fonction de l'éloignement des lieux d'accouplement et de la surface relative du bois et de la lande.

1. 3. — Distribution temporelle des captures

Les observations des vols de mâles et femelles permettent de constater l'apparition des mâles à la surface du ruisseau et de la mare dès les premières heures de la journée, alors que les femelles d'abord isolées vers 9 heures du matin ne forment leurs essaims qu'à partir de 10 h 15 ;

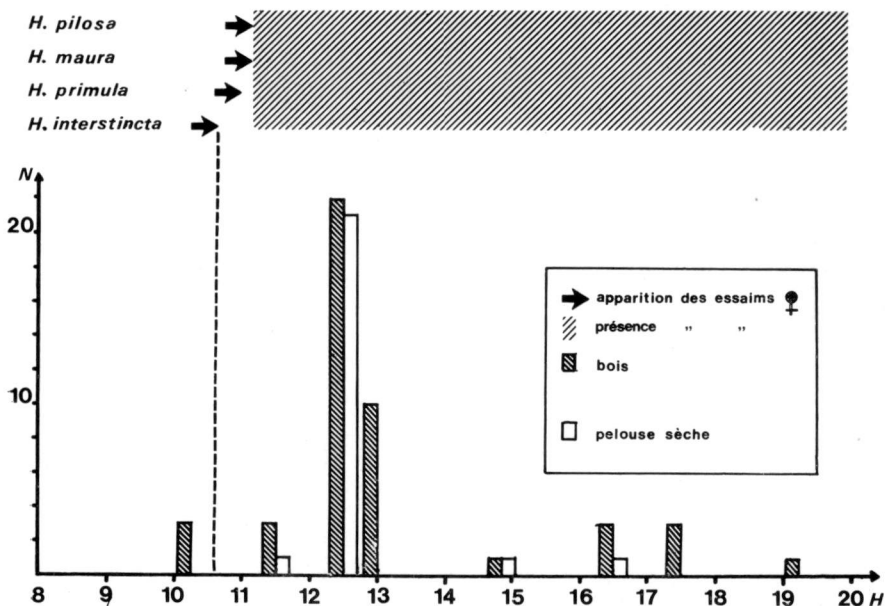


FIG. 2. — Distribution temporelle de la fréquence des captures d'*Hilara* dans les pièges jaunes en fonction de la formation des essaims

si quelques accouplements peuvent intervenir isolément, la majorité d'entre eux ne se produit qu'à partir du moment où les essaims se sont formés ; ils se poursuivent de manière intermittente tout au long de la journée.

La fréquence des captures dans les pièges suit une évolution semblable au cours de la journée ; elle est toutefois marquée par un maximum très net entre 12 et 13 heures, soit environ 2 heures après la formation des essaims (fig. 2). Cette observation nous amène à penser que les *Hilara*, et dans le cas présent *Hilara pilosa*, seraient attirés par les pièges de Moericke à partir du moment où la pariade est achevée et où le couple effectue son vol de dispersion vers le bois ou vers des zones aussi éloignées que les pelouses de la lande.

2. — DIPTÈRES CHIRONOMIDES ET SCIARIDES

Parmi les Diptères capturés dans les pièges jaunes, les Nématocères (Chironomides et Sciarides) occupent une place relativement importante mais ne semblent pas distribués selon les mêmes critères dans le temps et l'espace. La fréquence des captures peut être rapportée à un grand nombre de facteurs liés aux phases comportementales de rapprochement des sexes ou aux périodes d'émergences de ces insectes.

2. 1. — *Chironomides*

Les Chironomides présentent une phase de regroupement des mâles en essaims localisés sur des repères précis (swarm-markers, DOWNES, 1969). Les caractéristiques de leurs comportements sont différentes de celles des Empidides (tabl. 2).

TABLEAU 2

Caractéristiques comportementales des essaims de Diptères Nématocères (Culicides et Chironomides) et des Diptères Empidides

Sexe	Nématocères Chironomides Culicides	<i>Hilara</i>
	Mâles	Femelles
Sens des déplacements :	Dominante verticale au-dessus du repère.	Orientation invariable dans un plan horizontal.
Importance des déplacements les plus fréquents :	Quelques dizaines de cm variations importantes d'un individu à l'autre	2 à 5 mètres suivant la longueur de la station. La distance maximum est parcourue par chaque individu.
Limites de l'essaim :	Fluctuantes dans le volume situé au-dessus d'un seul repère.	Très précise entre deux repères.
Spécificité du ou des repères	Stricte.	Variable au cours de la saison ou de la journée.

Les données sont recueillies sur un biotope constitué par une formation dite « pionnière ». Cette formation, colonisatrice des schistes cambriens, est composée d'un grand nombre d'espèces de lichens qui assurent la dégradation de la roche et permettent l'implantation d'une « végétation lichénique terricole » typique constituant le *Cladonietum* (L. MASSE, 1964).

Les émergences de ces Diptères Chironomides du genre *Parasmittia* sp. ⁽¹⁾ sont groupées sur une faible période de l'année, au cours des mois d'octobre et novembre, et représentent une abondance importante.

Alors que la formation des essaims de Culicides se produit à l'aube et au crépuscule, c'est-à-dire aux périodes de la journée correspondant à des variations de l'intensité lumineuse (P. S. CORBET, 1965), celle des *Chironomidae* se manifeste différemment. En effet, les observations effectuées au cours du mois d'octobre montrent que les essaims de mâles peuvent se former à toute heure, mais paraissent plus sensibles aux variations des conditions atmosphériques (température, vent) qu'à l'augmentation ou à la chute de l'intensité lumineuse.

2. 1.1. Méthodologie.

— L'étude des populations de *Chironomidae* et de *Sciaridae* comporte l'évaluation des insectes parfaits produits par unité de surface, grâce à des nasses d'émergences (P. TREHEN, 1971 ; P. TREHEN, S. BAILLIOT, Y. DELETTRE, 1973). Dix nasses sont disposées au hasard sur un quadrat de 600 m² ; la surface couverte par chaque nasse représente 0,25 m².

— Les essaims se formant au-dessus des touffes d'*Ulex europaeus* sont dénombrés régulièrement au cours de la journée ; des prélèvements au filet y sont opérés.

— Les pièges de Moericke sont placés sur le lieu des différentes observations.

— Au cours de la journée, un ensemble de mesures climatologiques analogues à celles décrites pour *Hilara* sont effectuées chaque heure.

2. 1.2. Résultats.

La présence des essaims de mâles se superpose exactement au maximum de fréquence des captures des individus de même espèce par les pièges colorés (fig. 3). Nous constatons donc une simultanéité dans le temps mais aussi dans l'espace puisque les pièges sont disposés sur le sol de la station d'observation des essaims et de récolte des imagos par les nasses d'émergences. Ces résultats s'opposent à ceux obtenus chez les *Hilara* pour lesquels nous observons un décalage spatio-temporel.

2. 2. — *Sciarides*

Les observations faites sur les *Sciarides* n'ont pas révélé de formations groupées en vol de ces Diptères ; toutefois, il n'est pas exclu que des rassemblements puissent se produire notamment sur les lieux de ponte après une phase de dispersion (BAILLIOT, thèse en cours).

Nous avons cependant pu constater que les émergences des *Sciaridae* se produisent selon un rythme strict lié probablement au nyctémère.

En effet, les émergences massives de ces Diptères sont regroupées au début de la journée, les apparitions des mâles et des femelles étant décalées (fig. 4). Ce phénomène lié à la photophase a été observé également chez d'autres insectes, en particulier la *Drosophile* (W. J. BRETT, 1955).

Dans la mesure où très souvent les captures de ces *Sciarides* sont relativement faibles dans les pièges jaunes, malgré leur abondance dans le sol, il semble que leur dispersion soit liée à d'autres phases comportementales qu'il faudra définir avant d'être en mesure d'interpréter les résultats obtenus, à savoir la relation avec les émergences ou la concentration sur les lieux de ponte.

(¹) D'après STRENZKE (1950).

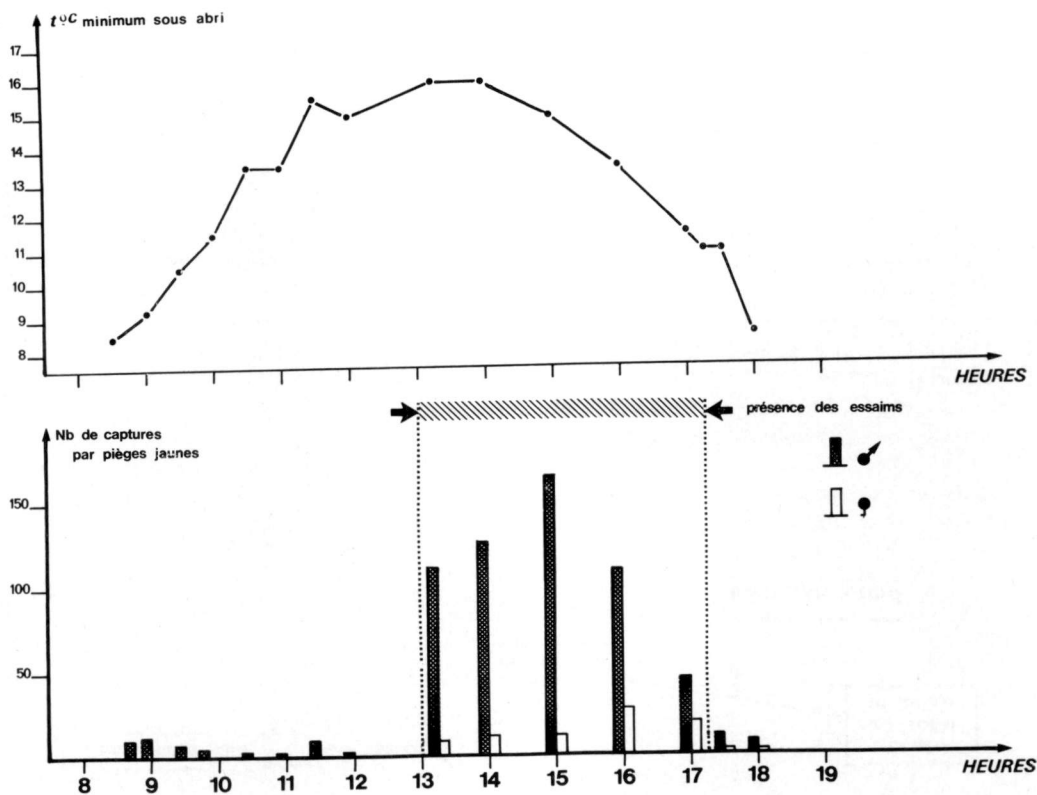


FIG. 3. — Chironomidae *Parasmittia* sp. Évolution de la température minimum sous abri au cours de la journée du 24 octobre 1973.
Évolution des captures par les pièges colorés

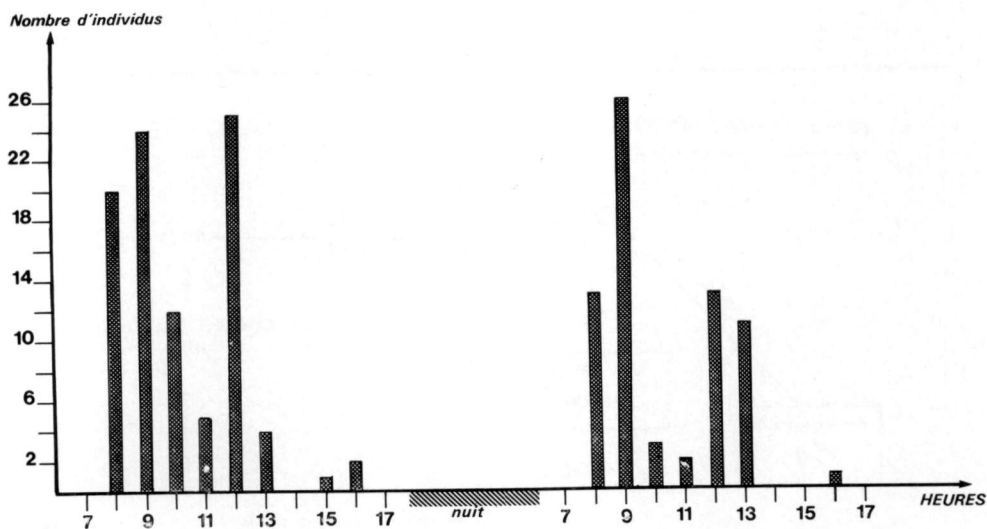


FIG. 4. — Émergence globale de *Corynoptera tetrachaeta* TUOM. (*Sciariidae*)
(15 et 16 août 1973)

CONCLUSION

Les résultats exposés et les observations effectuées jusqu'alors permettent de donner quelques indications nouvelles sur la valeur des données obtenues par les pièges colorés de Moericke, dans le cas des Diptères.

1° Les comportements sexuels sont des éléments importants à mettre en évidence puisque l'attractivité peut se modifier sensiblement au cours des phases successives qui les caractérisent.

— Chez les *Hilara*, on peut situer l'attractivité maximale au moment de la phase de dispersion du couple après la parade (fig. 5).

— Chez *Parasmittia* sp., cette attractivité est maximale pendant la phase des vols des mâles en essais. Il est possible qu'elle soit très différente chez les espèces effectuant leur vol à l'aube et au crépuscule en fonction de la chute de luminosité (fig. 5).

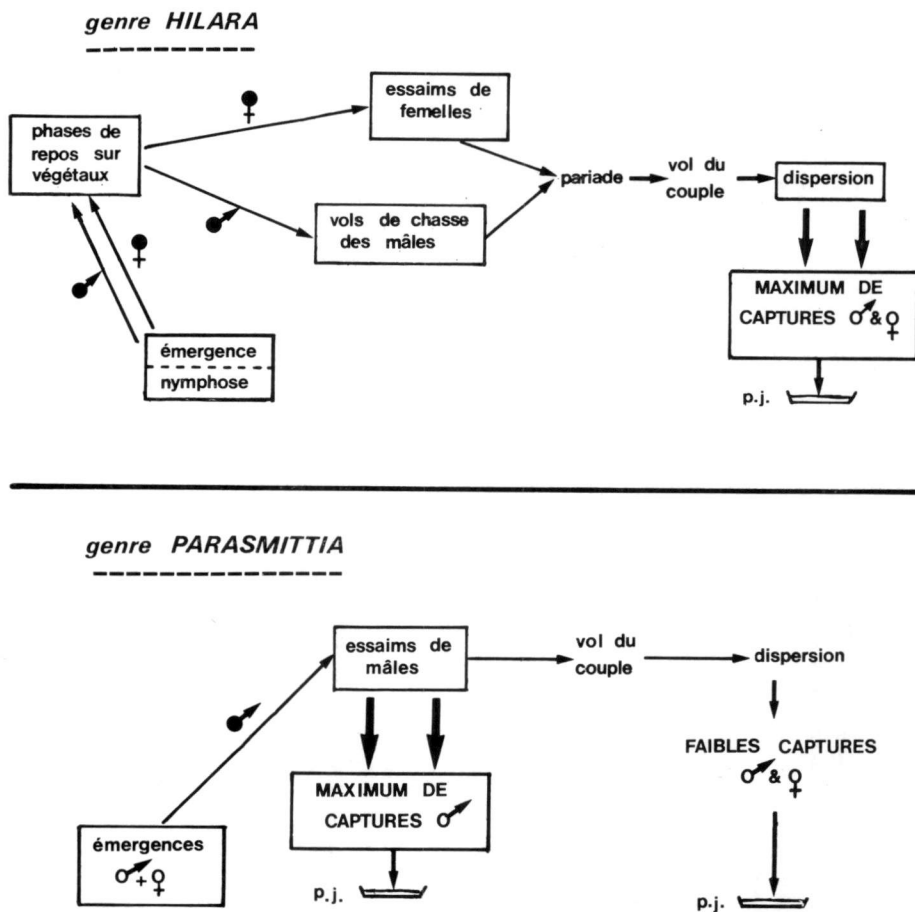


FIG. 5. — Place de l'attractivité maximale des pièges jaunes selon les phases comportementales successives

— Chez les Sciarides n'effectuant pas de déplacements importants en vol au moment du rapprochement des sexes, l'attractivité est liée à une phase de dispersion qui n'est pas encore définie par rapport au cycle de l'insecte.

2° L'emplacement des zones de piègeage est également un facteur très important ; il coïncide avec les zones d'émergences et les surfaces où se produisent les essaims chez *Parasmittia*, alors que chez les Empidides, les captures s'observent généralement en dehors des sites où se manifestent les pariades. Les bois et talus sont particulièrement favorables à ces piégeages.

3° Les données recueillies sont également variables suivant les cas :

— La sex ratio est équilibrée chez les *Hilara* dans la mesure où nous capturons les couples ; par contre, chez les Chironomides, il existe une très forte majorité de mâles, puisqu'ils sont à ce moment regroupés en essaims.

— L'abondance des captures est plus ou moins représentative de la population puisqu'elle dépend des possibilités de dispersion sur des surfaces d'importance relative différentes (bois et landes à Paimpont), ou des déplacements plus ou moins longs suivant la puissance de vol des différentes espèces.

Nous pouvons donc conclure que dans d'assez nombreux cas, une fréquence élevée de captures dans les pièges jaunes révèle une abondance élevée d'une espèce, ou du moins une concentration importante d'individus sous une influence quelconque. Toutefois, l'absence de captures ne s'accompagne pas obligatoirement de la disparition de l'espèce considérée, puisque la signification du piège peut être modifiée suivant l'état physiologique de l'insecte ⁽¹⁾.

Reçu pour publication en mai 1974.

SUMMARY

VARIATIONS OF THE ATTRACTIVENESS OF MOERICKE'S COLOURED TRAPS WITH THE LOCATION IN SPACE AND TIME OF EMERGENCY, SEXUAL BEHAVIOURS AND DISPERSION FLIGHTS OF SOME DIPTERA SPECIES

The technique of MOERICKE's coloured traps, based on the insect's flight reaction to a colour, is commonly used for Diptera in particular. The different factors which determine that reaction : the composition of the spectrum of the light passing through the coloured surface, the nature of the biotope and of the host-plant have been studied with precision.

However, no relation has been demonstrated between the catches and the cycles of the insect's behaviour.

We have chosen to study that problem with a few Diptera with edaphic larvae belonging to the families of the *Empididae*, and the *Sciaridae*.

Empididae

The knowledge of the pattern of the sexual behaviour of the *Empididae* of the *Hilara* family makes it possible to try an experiment in order to situate along a transect the period and the highest location of the catch of these insects by MOERICKE's traps. That period would be situated at the time when the pairing is over and when the couple is on its dispersion flight.

Chironomidae

With the *Chironomidae* *Parasmittia* sp. the swarming of the males corresponds to the highest frequency of catches in the traps placed on the ground and in the emergence traps.

⁽¹⁾ Nous avons ainsi pu constater une absence totale de captures aux pièges jaunes alors que nous étions entourés par des milliers de *Culicoides* en phase nutritionnelle.

Sciaridae

With the *Sciaridae* which do not have important flights, at the time of the pairing, the drawing-force is related to a phase of dispersion which has not yet been defined with regard to the insect's cycle.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BRETT W. J., 1955. Persistent diurnal rhythmicity in *Drosophila* emergence. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **48**, 119-131.
- BRUNEL E., LANGOUET L., 1970. Influence de caractéristiques optiques du milieu sur les adultes de *Psila rosae* FAB (Diptères Psilidés) : attractivité de surfaces colorées, rythme journalier d'activité. *C. R. Séances. Soc. Biol.*, **164**, n° 7, 1638-44.
- BRUNEL E., 1971. Influence de la plante hôte (espèce et stade végétatif) sur les captures de *Psila rosae* FAB. (Diptera Psilidés) au moyen de pièges jaunes. *Mededelingen fakulteit Landbouwwetenschappen Gent*, **36**, 241-249.
- CORBET P. S., 1965. The role of rhythms in insect behaviour. In : *3rd Symp. R. Entomol. Soc. London Insect Behaviour.*, 13-28.
- DOWNES J. A., 1969. The swarming and mating flight of Diptera. *Ann. Rev. Entomol.*, **14**, 213-236.
- MASSE L., 1964. Recherches phytosociologiques et écologiques sur les lichens des schistes rouges cambriens des environs de Rennes. *Vegetatio*, **12**, 3-4, 103-222.
- MOERICKE V., 1955. Über das Verhalten Phytophagous Insekten während des Befallofflug inter dem Einfluss von Weiss Flächen. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, **62**, 588-593.
- ROTH M., 1971. Contribution à l'étude éthologique du peuplement d'insectes d'un milieu herbacé. *Mémoires ORSTOM*. n° 53, 1-118.
- STRENZKE K., 1950. Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. *Arch. Hydrobiol.*, **18**, 207-414.
- TREHEN P., 1971. *Recherches sur les Empidides à larves édaphiques*. Thèse d'État. Université de Rennes, 1-280.
- TREHEN P., BAILLIOT S., DELETTRE Y., 1973. Introduction à la dynamique des populations de Diptères dans les sols de la lande rase armoricaine de la région de Paimpont. *Colloque d'Écologie du sol, Montpellier* (sous presse).

NOTE

DÉROULEMENT DU PROGRAMME D'ÉTUDES
SUR LES MIGRATIONS DE LÉPIDOPTÈRES *NOCTUIDAE*
RÉALISÉ EN MONTAGNE ET PRINCIPAUX
RÉSULTATS ACQUIS

S. POITOUT, R. CAYROL, R. CAUSSE et P. ANGLADE

avec la collaboration technique de J. BARTHES ⁽¹⁾, C. SAVIGNY ⁽¹⁾ et J.-C. VIBLE ⁽²⁾

*Station de Zoologie,
Centre de Recherches d'Avignon, I. N. R. A.,
84140 Montfavet*

*Station de Zoologie,
Centre de Recherches de Bordeaux, I. N. R. A.,
33140 Pont de la Maye*

RÉSUMÉ

Les études poursuivies en différentes parties de la France depuis 1968, et d'une manière plus intensive dans les Alpes depuis 1970, ont montré l'importance des vols migratoires chez plusieurs espèces de Noctuelles. Le vol d'automne est orienté du nord au sud et la méthode des « lâchers-recaptures » a démontré l'existence de trajets de 30 km effectués en moins d'une heure. Les papillons sont capables de voler contre le vent, dans le brouillard et sous la neige, par des températures souvent inférieures à 0°C. Les vols de printemps ou vols « aller » sont plus difficiles à étudier. Ils sont orientés du Sud au Nord. A cette période le phénomène migratoire est d'intensité moindre.

Le principe des mouvements migratoires de grande amplitude des adultes de différentes espèces de Lépidoptères *Noctuidae* a été admis après les travaux, à partir de 1930, de BISHARA (1932) en Égypte puis de WILLIAMS (1958) en Grande-Bretagne. Plus récemment CAYROL (1972) a montré comment en faisant intervenir de tels mouvements à l'échelle continentale ou intercontinentale (Amérique du Nord, Afrique et Eurasie), il était possible de faire une synthèse

⁽¹⁾ Centre de Recherches d'Avignon.

⁽²⁾ Centre de Recherches de Bordeaux.

cohérente des différentes observations écologiques se rapportant aux espèces de *Noctuidae* les plus nuisibles et de ce fait de comprendre leur cycle évolutif (CAYROL, POITOUT et ANGLADE, 1974).

Occupant des territoires voisins du 45^e parallèle, la France se trouve être une importante voie de passage migratoire aussi bien dans le sens sud-nord que nord-sud. Les chaînes montagneuses (Alpes, Pyrénées) constituent des obstacles où les cols se présentent naturellement comme des points de convergence des vols migratoires. Ces cols constituent donc des points privilégiés d'étude de ces vols, d'autant plus que les insectes migrants n'y trouvent pas les conditions écologiques favorables à leur reproduction.

Les premières observations ont été réalisées dès 1968 en automne dans les Pyrénées (Plateau de Lhers) et dans les Alpes (col de la Golèze ⁽¹⁾ et col du Glandon) (ANGLADE, 1969 a, 1969 b).

Les principales espèces migrantes étudiées se répartissent pour la plupart largement en France et en Europe : *Scotia ipsilon* HFN., *Noctua pronuba* L., *Peridroma saucia* HB., *Phlogophora meticulosa* L., *Autographa gamma* L. Les espèces tropicales *Helicoverpa armigera* HB. et *Chrysodeixis chalcites* ESP. sont trouvées exclusivement dans les Pyrénées, *Chloridea peltigera* SCHIFF. essentiellement dans les Pyrénées et en très faible nombre dans les Alpes. De même *Mythimna unipuncta* HAW., très abondante dans le sud-ouest, est faiblement capturée dans les Alpes.

A partir de 1970 un programme rationnel a été mis en place dans les Alpes, basé sur le piégeage lumineux de mai à octobre, chaque mois, à la nouvelle lune, pour bénéficier de l'action optimale des pièges. Le site principal choisi a été le col du Glandon, et le col de la Madeleine, tous deux situés à 2 000 m d'altitude dans les Alpes de Savoie. Les deux cols sont à environ 30 km l'un de l'autre à vol d'oiseau et reliés par un profond sillon orienté nord-est, sud-ouest coupé à peu près perpendiculairement en son milieu par la vallée de la Maurienne à l'altitude de 450 m.

Il a fallu mettre au point les techniques et le matériel adaptés à des conditions ambiantes assez sévères : pièges lumineux (piégeage continu ou fractionné), alimentation électrique, liaison radio, marquage coloré, lâchers et recapture.

A l'automne 1971, la démonstration de l'orientation nord-sud des vols était réalisée sur une distance de 7 km. A l'automne 1972 cette même démonstration était faite entre les deux cols, la distance de 30 km ayant été parcourue par certains papillons en moins d'une heure ! En 1973, les lâchers faits au nord et très en-dessous du col de la Madeleine donnaient encore des captures au col du Glandon, à 35 km. Au total 31 lâchers, ont permis de libérer environ 20 000 papillons marqués, les taux de recapture ayant atteint 6 à 8 p. 100 des insectes lâchés, même sur les plus longues distances.

Ces vols d'automne, vols « retour » nord-sud, se manifestent dès le début août pour *A. gamma* et *N. pronuba*, puis concernent les autres espèces (surtout *S. ipsilon* et *P. meticulosa*) et s'intensifient jusqu'en octobre (un seul piège a pu capturer 12 000 individus d'une même espèce, *S. ipsilon*, en une nuit).

Les vols de printemps, ou vols « aller », sont plus difficiles à étudier. Ils débutent parfois alors que la montagne est inaccessible (enneigement). Il apparaît d'autre part que les potentialités migratrices des insectes sont moins fortes (femelles mûres et déjà accouplées alors qu'à l'automne elles sont immatures et très chargées de réserves énergétiques). Il peut cependant en passer des quantités considérables (15 000 individus de *N. pronuba* pour un piège en une nuit). Les lâchers (15 portant sur 40 000 papillons) n'ont permis la démonstration d'orientation que sur quelques kilomètres. Ces mouvements ont été observés de fin-mai à courant juillet.

De très nombreux relevés faits en fonction des conditions (emplacement des pièges, phase lunaire, clarté de la voûte céleste, brouillard, orientation et vitesse du vent, température, hygrométrie, pluviométrie, pression atmosphérique) ont apporté des renseignements précieux sur le comportement des papillons migrants. Il semble notamment que les papillons puissent voler

⁽¹⁾ Travaux de J.-P. LYON réalisés parallèlement aux études sur les migrations de *Syrphidae*, seul ou en collaboration avec l'équipe de chercheurs Suisses de J. AUBERT (1969).

pendant 8 heures de nuit, ce qui peut leur permettre de couvrir des distances considérables. L'intensité migratoire à l'automne est telle que les papillons peuvent voler contre le vent, dans le brouillard ou sous la neige, par des températures souvent inférieures à 0°C.

Les observations se sont montrées remarquablement constantes d'une année à l'autre, dans les présences respectives d'insectes migrants et sédentaires (dont l'inventaire a été fait) et dans la succession des mouvements migratoires des différentes espèces étudiées.

En 1974 une étude a commencé au col de la Cayolle, dans les Alpes du Sud (entre les vallées de l'Ubaye et du Var). La situation de ce col paraît particulièrement favorable aux études des migrations sud-nord et de la période intermédiaire entre les vols « aller » et les vols « retour ». Ainsi se trouvera complété un ensemble dont les résultats détaillés feront l'objet de publications ultérieures.

Reçu pour publication en septembre 1974.

SUMMARY

DEVELOPMENT OF THE STUDY PROGRAMME ON THE MIGRATIONS OF NOCTUIDAE IN THE MOUNTAINS AND CHIEF RESULTS OBTAINED

Experimental work conducted in different parts of France since 1968 and more intensively in the Alpes mountains since 1970 has shown the importance of migratory flights in some species of noctuid moths. The autumn flight is orientated from North to South and the « release-recapture » technique gave evidence of travels of 30 km in less than one hour. The moths are able to flight against the wind, under foggy or snowy conditions and even if the temperature is below 0°C. During the spring the orientation of the flight is from South to North and the intensity of the migration phenomenon is less intense.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANGLADE P., 1969 a. Premières observations de déplacements orientés des Noctuelles et de Sphingides dans une haute vallée pyrénéenne par recapture d'insectes marqués. *Bull. Soc. Entomol. Fr.*, **74**, 59-63.
- ANGLADE P., 1969 b. Utilisation d'un équipement infra-rouge pour l'observation dans la nature de Lépidoptères nocturnes. *Rev. Comport. anim.*, **3**, 29-32.
- BISHARA I. T., 1932. The greasy cutworm (*Agrotis ypsilon* ROTT.). *Egypt Bull. Minist. Agric., Techn. Scient. Serv.*, **114**, 55 p.
- AUBERT J., GOEDLIN P., LYON J. P., 1969. Essais de marquage et de reprises d'insectes migrants en automne 1968. *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, **20**, 140-166.
- CAYROL R., 1972. Famille des Noctuidae. In : A. S. BALACHOWSKY, *Traité d'Entomologie appliquée à l'Agriculture*, t. 2, vol. 2, 1255-1472.
- CAYROL R., POITOUT S., ANGLADE P., 1974. Étude comparée des caractères biologiques respectifs de quelques espèces de Noctuidae plurivoltines migrantes et sédentaires. I. Exposé des hypothèses de travail. Orientation des recherches entreprises. *Ann. Zool. Écol. anim.*, **6**, 1-10.
- WILLIAMS C. B., 1958. *Insect Migration*. Collins, Londres, 235 p.

CHRONIQUE DES LIVRES

USHER (M. B.), WILLIAMSON (H. M.), éd. — *ECOLOGICAL STABILITY*. — London, Chapman and Hall, 1974, 196 p.

Cet ouvrage rend compte des communications présentées — mais non des discussions — à la seconde réunion d'un groupe de travail informel, composé de chercheurs anglais en Écologie mathématique, sur le thème retenu en 1973 : « La stabilité écologique ».

Le sens donné à cette expression, par les participants, universitaires et chercheurs du Ministère de l'Agriculture et des Pêches, est le suivant :

« C'est la force de la tendance d'une population — ou d'un ensemble de populations — de parvenir à un point d'équilibre, ou à un cycle limite, et donc, en liaison avec cette tendance, de la capacité d'une population de réagir aux perturbations. »

Tous les articles présentent, pour les écosystèmes les plus divers, une étude analytique de populations, la représentation quantitative des processus démographiques, et une application de la méthode des modèles mathématiques pour la simulation et la prédiction de ces phénomènes démographiques.

Les communications sont réparties selon 4 sections :

1. la stabilité dans un niveau trophique isolé ;
2. études dans le temps entre niveaux trophiques : systèmes hôte-parasite ;
3. études dans le temps entre niveaux trophiques : systèmes prédateur-proie ;
4. études dans l'espace entre niveaux trophiques.

Les deux chapitres centraux étant de loin les plus importants, l'accent est donc mis sur l'étude des interactions entre espèces de niveaux trophiques différents, caractéristique de l'école anglaise d'écologie.

Outre l'intérêt théorique des études mathématiques de populations, du point de vue de l'écologie générale, plusieurs articles concernent des problèmes d'intérêt plus pratique : parasitologie animale, entomologie appliquée, épidémiologie.

Une utile bibliographie et un court index rendent la consultation de ce petit ouvrage à la fois fructueuse et aisée.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1974

J.-P. AESCHLIMANN. — Biologie et comportement de <i>Chorinaeus funebris</i> GRAVENHORST (Hymenoptera : Ichneumonidae)	529
C. BENASSY, E. FRANCO. — Sur l'écologie de <i>Ceroplastes rusci</i> L. (Homoptera, Lecanoidae) dans les Alpes maritimes	II
P. CARLE. — Mise en évidence d'une attraction secondaire d'origine sexuelle chez <i>Blastophagus destruens</i> WOLL. (Col. Scolytidae)	539
R. CAUSSE. — Étude d'un rythme circadien du comportement de prénymphose chez <i>Ceratitis capitata</i> WIEDEMANN (Diptère Trypetidae)	475
R. CAUSSE. — Influence du sex-ratio sur le nombre d'accouplements dans une population de <i>Ceratitis capitata</i> WIEDEMANN (Diptère Trypetidae)	499
R. CAYROL, S. POITOUT, P. ANGLADE. — Étude comparée des caractères biologiques respectifs de quelques espèces de Noctuidae plurivoltines migrantes et sédentaires. I. — Exposé des hypothèses de travail. Orientation des recherches entreprises	I
J.-P. CHAMBON, J. D'AGUILAR. — Remarques sur la spécificité de quelques phéromones sexuelles de synthèse : analyse faunistique des Tortricides en vergers	423
J.-F. CORNIC. — Contribution à l'étude de la résistance au jeûne de <i>Platysma vulgare</i> L. (Coléoptère carabique) en fonction de la température, de l'hypométrie et de l'état physiologique	373
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, R. TOMASSONNE. — Variabilité des effets létaux des basses températures en fonction du stade de développement embryonnaire auquel elles sont appliquées chez la Pyrale de la farine (<i>Anagasta kühniella</i> ZELL., Lépid., Pyralidae)	229
J. ESTEVE, E. SCHIFFLERS. — Some aspects of growth in laboratory mice (statistical analysis of a family of growth curves). (Quelques aspects de la croissance chez les souris de laboratoire. Analyse statistique d'une courbe de croissance)	449
G. FAUVEL. — Sur l'alimentation pollinique d'un anthocoride prédateur <i>Orius</i> (<i>Heterorius</i>) <i>vicinus</i> RIB. (Hémiptère)	245
A. FERRAN, J.-P. LAFORGE. — Influence de la suppression de la phase sarcophage dans l'alimentation larvaire de <i>Phanerotoma flavitescens</i> FISCHER (Hym. Braconidae) sur la morphologie et le potentiel de reproduction des adultes	503
F. FLEURAT-LESSARD. — Contribution à l'étude des relations trophiques entre <i>Tyrophagus putrescentiae</i> SCHRANK (Acarina Acaridae) et la mycoflore des graines de colza stockées. Mise au point d'une technique d'élevage de l'acarien sur moisissures	97

E. FYTIZAS. — Action de la réserpine sur les mâles de <i>Dacus oleae</i> GMEL.	443
S. GRENIER, B. DELOBEL, G. BONNOT. — Développement et croissance pondérale de <i>Phryxe caudata</i> ROND. (Diptera, Tachinidae) sur <i>Galleria mellonella</i> L. (Lepidoptera). Influence de l'âge de l'hôte	61
S. GRENIER, G. BONNOT, B. DELOBEL. — Définition et mise au point de milieux artificiels pour l'élevage <i>in vitro</i> de <i>Phryxe caudata</i> ROND. (Diptera, Tachinidae). I. — Survie du parasitoïde sur milieux dont la composition est basée sur celle de l'hémolymphe de l'hôte	511
G. GROLLEAU, Éliane de LAVAU, G. SIOU. — Effets du 2,4-D sur la reproduction des cailles et des perdrix, après application du produit par pulvérisation sur les œufs	313
J. HUIGNARD, J.-C. BIÉMONT. — Influence d'une augmentation de la température sur la capacité reproductrice des mâles chez la Bruche du Haricot (<i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY, Coléoptère : Bruchidae)	561
G. IPERTI, I. HODEK. — Induction alimentaire de la dormance imaginale chez <i>Semiadalia undecimnotata</i> SCHN. (Colep. Coccinellidae) pour aider à la conservation des coccinelles élevées au laboratoire avant une utilisation ultérieure	41
Danièle MARCHAL-SEGAULT. — Sensibilité des hyménoptères braconides <i>Apanteles glomeratus</i> et <i>Phanerotoma flavitestacea</i> au complexe spores-cristaux de <i>Bacillus thuringiensis</i> BERLINER	521
B. MAUCHAMP. — Action d'un analogue de l'hormone juvénile sur la biologie de <i>Tineola bisselliella</i> HUMM	407
M. MIJUŠKOVIĆ. — Influence de l'âge et du degré d'épuisement des feuilles d'agrumes sur le développement de <i>Panonychus citri</i> MCGREGOR	551
J.-P. NENON. — Parasitisme naturel et expérimental du genre <i>Hyponomeuta</i> LATR. (Lepidoptera) par l'entomophage polyembryonnaire <i>Ageniaspis fuscicollis</i> DALM. (Hymenoptera, Chalcidoidea)	383
Françoise PERSON, J. BRUN. — Mutagenèse physique et chimique chez un nématode mycophage <i>Aphelenchoides composticola</i> (M. T. FRANKLIN, 1957)	111
S. PORTOUT, R. BUES. — Élevage de chenilles de vingt-huit espèces de Lépidoptères Noctuidae et de deux espèces d'Arctiidae sur milieu artificiel simple. Particularités de l'élevage selon les espèces	431
RÉSUMÉ DES COMMUNICATIONS PRÉSENTÉES AU SECOND SÉMINAIRE DE PHYSIOLOGIE DE L'INSECTE (Réunions des 6 et 7 avril 1973 à la Faculté des Sciences biologiques de l'Université de Rennes I)	153
Y. ROBERT, J.-M. RABASSE, Joëlle ROUZE-JOUAN. — Sur l'utilisation des pièges jaunes pour la capture de pucerons en culture de pommes de terre. I. — Influence de la hauteur de piégeage	349
F. ROLLEY, I. HODEK, G. IPERTI. — Influence de la nourriture aphidienne (selon l'âge de la plante-hôte à partir de laquelle les pucerons se multiplient) sur l'induction de la dormance chez <i>Semiadalia undecimnotata</i> SCHN. (Coleop. Coccinellidae)	53
F. SPITZ. — Démographie du campagnol des champs <i>Microtus arvalis</i> en Vendée	259

Z. SRDIC. — Développement des gonades et de leurs glandes annexes chez la nymphe et chez l'imago d' <i>Aphytis</i> (Hym. Aphelinidae)	209
E. THIBOUT. — Influences respectives de la plante-hôte et de la copulation sur la longévité, la ponte, la production ovarienne et la fertilité des femelles d' <i>Acrolepia assectella</i> ZELL. (Lepidoptera : Plutellidae)	81

Notes.

S. BAILLIOT, P. TREHEN. — Variations de l'attractivité des pièges colorés de Moericke en fonction de la localisation spatio-temporelle de l'émergence, des comportements sexuels et des phases de dispersion de quelques espèces de diptères	575
R. BOURNOVILLE, P. CANTOT. — Matériel utilisé pour l'élevage d'insectes sur la luzerne	333
Claude IVALDI-SENDER. — Techniques simples pour un élevage permanent de la Tordeuse orientale, <i>Grapholita molesta</i> (Lepidoptera, Tortricidae) sur milieu artificiel	337
J.-P. LAFORGE, A. FERRAN. — Description d'un appareil à fonctionnement automatique offrant en permanence, une solution nutritive aux adultes de <i>Phanerotoma flavitestacea</i> FISCHER (Hym. Braconidae) parasite ovolarvaire d' <i>Anagasta künniella</i> ZELL. (Lep. Phycitidae)	463
S. POITOUT, R. CAYROL, R. CAUSSE, P. ANGLADE. — Déroutement du programme d'études sur les migrations de lépidoptères Noctuidae réalisé en montagne et principaux résultats acquis	585

Mise au point bibliographique.

P. CARLE. — Les phéromones chez les Scolytides des conifères	131
--	-----

Informations	149, 345, 469
--------------------	---------------

Chronique des livres	151, 473, 589
----------------------------	---------------

CONTENTS

J.-P. AESCHLIMANN. — Biology and behaviour of <i>Chorinaeus funebris</i> GRAVENHORST (Hymenoptera : Ichneumonidae)	529
C. BENASSY, E. FRANCO. — The ecology of <i>Ceroplastes rusci</i> L. (Homoptera, Lecanoidae) in the Alpes maritimes	11
P. CARLE. — Secondary attraction of sexual origin in <i>Blastophagus destruens</i> WOLL. (Col. Scolytidae)	539
R. CAUSSE. — Circadian Rhythm in the behaviour of mediterranean fruit fly mature larvae (<i>Ceratitis capitata</i> WIED., Dipt., Trypetidae)	475
R. CAUSSE. — Influence of sex-ratio on the number of matings in a population of <i>Ceratitis capitata</i> WIEDEMANN (Dipt., Trypetidae)	499
R. CAYROL, S. POITOUT, P. ANGLADE. — Comparative study of biological characters pertaining to some multivoltine migratory and sedentary species of Noctuidae. I. — Hypothesis of work. Trends of studies	1

J.-P. CHAMBON, J. d'AGUILAR. — Remarks on the specificity of some synthetic sexual pheromones : systematic study of tortricids in orchards	423
J.-F. CORNIC. — Contribution to the study of the resistance to starvation of <i>Platysma vulgare</i> L. (Coleoptera, ground beetle) according to temperature, hygrometry and physiological condition	373
Jeanne DAUMAL, P. JOURDHEUIL, R. TOMASSONNE. — Variability of lethal effects of low temperatures according to stage of embryonic development of mediterranean flour moth (<i>Anagasta kühniella</i> ZELL., Lepid., Pyralidae)	229
J. ESTEVE, E. SCHIFFLERS. — Some aspects of growth in laboratory mice (statistical analysis of a family of growth curves)	449
G. FAUVEL. — Role of pollen food for a predatory anthocorid <i>Orius</i> (<i>Heterorius</i>) <i>vicinus</i> RIB. (Hemiptera)	245
A. FERRAN, J.-P. LAFORGE. — Influence of the suppression of sarcophagous phase in larval feeding of <i>Phanerotoma flavitestacea</i> FISCHER (Hym. Braconidae) on morphology and reproduction potential of adults	503
F. FLEURAT-LESSARD. — Contribution to the study of the trophic relationships between <i>Tyrophagus putrescentiae</i> SCHRANK (Acarina Acaridae) and the mycoflora of stored rape seeds. Development of a breeding technique of the mite on moulds	97
E. FYTIZAS. — Action of reserpine on males of <i>Dacus oleae</i> GMEL.	443
S. GRENIER, B. DELOBEL, G. BONNOT. — Development and ponderal growth of <i>Phryxe caudata</i> ROND. (Diptera tachinidae) on <i>Galleria mellonella</i> L. (Lepidoptera). Influence of the host age	61
S. GRENIER, G. BONNOT, B. DELOBEL. — Define artificial media to cultivate <i>Phryxe caudata</i> ROND. (Diptera, Tachinidae) <i>in vitro</i> . I. — Parasite survival on media the composition of which is based upon the host's haemolymph	511
G. GROLLEAU, Éliane de LAFAUR, G. SIOU. — Effects of 2,4-D on the reproduction of quail and partridge after the application of product by spraying on eggs	313
J. HUIGNARD, J.-C. BIÉMONT. — Effect of an increase of temperature on the male reproductive capacity of <i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY (Col. Bruchidae)	561
G. IPERTI, I. HODEK. — Alimentary induction of the imaginal dormancy in <i>Semiadalia undecimnotata</i> SCHN. (Coleopt. Coccinellidae) for the preservation of laboratory reared ladybeetles for their further use	41
Danièle MARCHAL-SEGAULT. — Effects on the spore-crystal complex of <i>Bacillus thuringiensis</i> BERLINER on <i>Apanteles glomeratus</i> and <i>Phanerotoma flavitestacea</i> (Hymenoptera : Braconidae)	521
B. MAUCHAMP. — Influence of a juvenile hormone analogue on the biology of <i>Tineola bisselliella</i> HUMM.	407
M. MIJUŠKOVIĆ. — Influence of age and degree of loss in vigour of leaves of citrus on development of <i>Panonychus citri</i> MCGREGOR	551

J.-P. NENON. — Natural and experimental parasitism of the genus <i>Hyponomeuta</i> LATR. (<i>Lepidoptera</i>) by the polyembryonic entomophage <i>Ageniaspis fuscicollis</i> DALM. (<i>Hymenoptera</i> , <i>Chalcidoidea</i>)	383
Françoise PERSON, J. BRUN. — Physical and chemical mutagenesis on a mycophagous nematode <i>Aphelenchoides composticola</i> (M. T. FRANKLIN, 1957)	III
S. POITOUT, R. BUES. — Rearing larvae of twenty-eight species of <i>Noctuidae</i> and two species of <i>Arctiidae</i> (<i>Lepidoptera</i>) on a simple artificial diet. Breeding peculiarities according to the different species	43I
SUMMARIES OF THE PAPERS READ OUT DURING THE 2ND WORKING SESSION OF INSECT PHYSIOLOGY (sittings of April 6 and 7 1973 at the « Faculté des Sciences biologiques » of Rennes University)	153
Y. ROBERT, J.-M. RABASSE, Joëlle ROUZE-JOUAN. — The utilization of yellow trays for the trapping of aphids in potato crops. I. — The influence of trapping height	349
F. ROLLEY, I. HODEK, G. IPERTI. — Effect of the plant age via the aphid prey on the induction of diapause in <i>Semiadalia undecimnotata</i> SCHN. (<i>Coleopt.</i> <i>Coccinellidae</i>)	53
F. SPITZ. — Demography of the field vole <i>Microtus arvalis</i> in Vendée	259
Z. SRDIC. — Development of gonads and their accessory glands in <i>Aphytis</i> pupa and imago (<i>Hym.</i> <i>Aphelinidae</i>)	209
E. THIBOUT. — Action of plant host and mating on longevity, oviposition, vitellogenesis and fertility of females of <i>Acrolepia assectella</i> ZELL. (<i>Lepidoptera</i> : <i>Plutellidae</i>)	8I

Notes.

S. BAILLIOT, P. TREHEN. — Variations of the attractiveness of Moericke's coloured traps with the location in space and time of emergency, sexual behaviour and dispersion flights of some diptera species	575
R. BOURNOVILLE, P. CANTOT. — Material utilized for insect rearing on alfalfa ..	333
Claude IVALDI-SENDER. — Simple techniques for a permanent breeding of oriental fruit moth, <i>Grapholita molesta</i> (<i>Lepidoptera</i> , <i>Tortricidae</i>) on artificial diet	337
J.-P. LAFORGE, A. FERRAN. — Description of an automatic functioning apparatus offering continuously a nutritive solution to the adults of <i>Phanerotoma flavitestacea</i> FISCHER (<i>Hym.</i> <i>Braconidae</i>), egg-larval parasite of <i>Anagasta kühniella</i> ZELL. (<i>Lep.</i> <i>Phycitidae</i>)	463
S. POITOUT, R. CAYROL, R. CAUSSE, P. ANGLADE. — Development of the study programme on the migrations of <i>Noctuidae</i> in the mountains and chief results obtained	585

Review.

P. CARLE. — The pheromones of the pine barkbeetles	13I
--	-----

Informations	I49, 345, 469
--------------------	---------------

Books reviews	I5I, 473, 589
---------------------	---------------

CONTENTS

R. CAUSSE. — Circadian rhythm in the behaviour of mediterranean fruit fly mature larvae (<i>Ceratitis capitata</i> WIED., Dipt., Trypetidae)	475
R. CAUSSE. — Influence of sex-ratio on the number of matings in a population of <i>Ceratitis capitata</i> WIEDEMANN (Diptera Trypetidae)	499
A. FERRAN, J.-P. LAFORGE. — Influence of the suppression of sarcophagous phase in larval feeding of <i>Phanerotoma flavitestacea</i> FISCHER (Hym. Braconidae) on morphology and reproduction potential of adults	503
S. GRENIER, G. BONNOT, B. DELOBEL. — Define artificial media to cultivate <i>Phryxe caudata</i> ROND. (Diptera, Tachinidae) <i>in vitro</i> . I. — Parasite survival on media the composition of which is based upon the host's haemolymph	511
Danièle MARCHAL-SEGAULT. — Effects of the spore-crystal complex of <i>Bacillus thuringiensis</i> BERLINER on <i>Apanteles glomeratus</i> and <i>Phanerotoma flavitestacea</i> (Hymenoptera : Braconidae)	521
J.-P. AESCHLIMANN. — Biology and behaviour of <i>Chorinaeus funebris</i> GRAVENHORST (Hymenoptera : Ichneumonidae)	529
P. CARLE. — Secondary attraction of sexual origin in <i>Blastophagus destruens</i> WOLL. (Col. Scolytidae)	539
M. MIJUŠKOVIĆ. — Influence of age and degree of loss in vigour of leaves of citrus on development of <i>Panonychus citri</i> MCGREGOR	551
J. HUIGNARD, J.-C. BIÉMONT. — Effect of an increase of temperature on the male reproductive capacity of <i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY (Col. Bruchidae)	561
Notes.	
S. BAILLIOT, P. TREHEN. — Variations of the attractiveness of Moericke's coloured traps with the location in space and time of emergency, sexual behaviours and dispersion flights of some diptera species	575
S. POITOUT, R. CAYROL, R. CAUSSE, P. ANGLADE. — Development of the study programme on the migrations of <i>Noctuidae</i> in the mountains and chief results obtained	585
Book review	589

RECOMMANDATIONS AUX AUTEURS

Le manuscrit doit être dactylographié sur papier format $21 \times 29,7$ avec un double interligne, au recto seulement. Chaque page sera numérotée et des feuilles *séparées* seront utilisées pour les références bibliographiques, les tableaux, les légendes des figures et graphiques, etc.

Au début de chaque mémoire, on indiquera : — *le titre du mémoire* : il ne devra pas comporter d'abréviations ni de formules chimiques (sauf pour les isotopes) ; — *le nom des auteurs*, précédé des initiales du prénom pour les hommes, du prénom complet pour les femmes ; — *le nom des techniciens* ayant collaboré à l'étude relatée, précédé de la mention : avec la collaboration technique de... ; — *le nom de l'établissement*, dans lequel ont été effectuées les recherches et son adresse.

Les *mémoires* seront rédigés, autant que possible, d'après le plan ci-dessous :

a) *résumé* suffisamment précis (250 mots maximum) pour que sa lecture renseigne sur la nature du travail et son importance ; b) *introduction* dans laquelle on indique l'objet des recherches entreprises en relation avec les travaux déjà effectués dans le domaine ; c) *techniques expérimentales et matériel utilisé*, en donnant, sous une forme concise, tous les détails nécessaires pour que le lecteur puisse répéter les expériences ; d) *résultats*, à présenter de la manière la plus brève possible ; e) *discussion et conclusion* ; f) *titre et résumé* en anglais ou destinés à être traduit en anglais comportant une analyse *complète* de l'article ; g) *remerciements* pour les collaborateurs, les fonds les dons... ; h) *références bibliographiques*.

Les *travaux originaux en anglais* doivent présenter la même composition que les *mémoires* rédigés en français mais ils comportent obligatoirement un résumé français *tiers complet*. Les figures, graphiques, tableaux et photographies seront sous-titrés en français.

Pour les *autres documents* (notes, mises au point, revues, rapports, etc.) l'auteur devra suivre un plan logique et le mettre en évidence par une titration appropriée.

Les *références bibliographiques* doivent être citées dans le texte de la manière suivante : (DUPONT et DUVAL, 1954). Lorsque la référence comporte plus de trois auteurs, seul le premier auteur sera mentionné, suivi de *et al.* A la fin de l'article, les références constituant la bibliographie doivent être citées par ordre alphabétique des noms d'auteurs, et par ordre de dates pour un même auteur.

Pour les *articles* : le (s) nom (s) de (s) auteur (s) suivi (s) des initiales du (des) prénom (s) ; la date de parution de l'article ; le titre de l'article (dans la langue originale pour l'allemand, l'anglais, l'italien, l'espagnol et en français dans tous les autres cas, avec indication entre parenthèses de la langue d'origine, sauf si l'auteur étranger a sous-titré dans l'une des quatre langues mentionnées) : le titre du périodique en abrégé selon la *World List of Scientific Periodicals*, ou le *Bulletin Signalétique du C. N. R. S.* ; le volume ; la première et la dernière page de l'article.

Pour les *ouvrages* : le nom de l'auteur avec les initiales du prénom ; la date de l'édition ; le titre complet de l'ouvrage dans la langue originale, sans abréviations (pour les langues utilisant des alphabets autres que l'alphabet latin, la traduction du titre sera donnée entre parenthèses, avec mention de la langue d'origine) ; le volume ; la première et la dernière page du paragraphe se rapportant aux résultats discutés, et, si l'on cite l'ouvrage en entier, le nombre de volumes et le nombre total de pages ; le numéro de l'édition s'il y en a plusieurs ; le nom de l'éditeur ; le lieu de l'édition. Si l'ouvrage est collectif, on indiquera en plus le nom de l'auteur du chapitre cité, le nom des rédacteurs principaux, précédé de la mention « in », le titre de l'ouvrage.

La mention de « communications personnelles » ou « données non publiées » etc. doit être faite entre parenthèses. Lorsque l'auteur a relevé une référence dans une revue d'« Abstracts », le mentionner à la fin de la référence, entre parenthèses.

Les *tableaux, dessins, graphiques, cartes, photographies, doivent être fournis à part* Les tableaux et figures doivent faire l'objet de deux numérotations distinctes, en chiffres arabes l'une et l'autre.

Les auteurs peuvent disposer leurs tableaux soit dans le sens de la largeur de la revue, soit dans le sens de la longueur. Dans le sens de la largeur, le total des signes et des espaces disponibles est de 100. Dans le sens de la longueur, il est de 155. Les tableaux en longueur, c'est-à-dire ceux pouvant disposer de 155 signes, ne seront admis que s'ils comprennent plus de 8 lignes de chiffres, de manière qu'une page entière de la revue ne soit pas occupée par un tableau très long et très étroit. Les graphiques ne doivent pas faire double emploi avec les tableaux.

Les légendes et les énoncés des graphiques et dessins doivent être dactylographiés sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Les *graphiques, schémas, cartes, dessins d'appareils* seront envoyés soit à l'état définitif soit à l'état de projets, exécution leur définitive étant confiée au Bureau de Dessin de l'I. N. R. A. Seules deux réductions à l'impression sont admises : soit $\times 0,5$, soit $\times 0,25$.

Il est rappelé que le format utile des *Annales* est : $12,5 \times 19$ cm ; ces dimensions ne doivent pas être dépassées.

Photographies : Il est recommandé de fournir des épreuves bien contrastées sur papier blanc, et de préférence en format 9×12 . Si les photographies doivent être associées pour constituer des planches, on adoptera les normes suivantes : 2 photos 9×12 , 4 photos $9 \times 5,5$, 6 photos $5,5 \times 5,5$. Dans ce cas, chaque photo devra porter un numéro en chiffres arabes visible après clichage.

Les légendes des photographies doivent être dactylographiées sur une même feuille séparée et porter les numéros des figures.

Il est demandé d'indiquer sur le manuscrit, dans la marge, en regard du texte, l'emplacement souhaité des tableaux et figures.

Envoi du manuscrit : M. BILIOTTI, Centre national de Recherches agronomiques, 78000 Versailles, France. On demande deux exemplaires.

Correction des épreuves : les épreuves que les auteurs recevront à corriger sont à retourner, après correction, à cette même adresse.

Le Directeur-Gérant : M. L. CAGNAC

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 1-1975.

Dépôt légal: 1^{er} trimestre 1975. N° d'impression: 1577.

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE

PÉRIODIQUES

TARIF DES ABONNEMENTS POUR 1975	France	Étranger	Le N°
ANNALES AGRONOMIQUES, 6 n°s par an	225 F	246 F	45 F
ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES, 4 n°s par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE PHYTOPATHOLOGIE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOLOGIE-ÉCOLOGIE ANIMALE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE ZOOTECHNIE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE TECHNOLOGIE AGRICOLE, 4 n°s par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE BIOLOGIE ANIMALE, BIOCHIMIE, BIOPHYSIQUE 4 n°s par an	225 F	246 F	75 F
ANNALES DES SCIENCES FORESTIÈRES, 4 n°s par an	175 F	194 F	55 F
ANNALES DE GÉNÉTIQUE ET DE SÉLECTION ANIMALE, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES DE RECHERCHES VÉTÉRINAIRES, 4 n°s par an	200 F	220 F	70 F
ANNALES D'HYDROBIOLOGIE, 2 n°s par an	105 F	116 F	70 F

APIDOLOGIE, 4 n°s par an — Abonnement : France : 50 F
Étranger sauf R. F. A. : 60 F
— Le numéro : France : 15 F
Étranger sauf R. F. A. : 20 F

DERNIERS OUVRAGES PARUS

Le Pois. Étude génétique des caractères, classification, caractéristiques variétales portant sur les variétés inscrites au catalogue officiel français, par R. Cousin. 111 p. et 140 fiches, 1974.....	150,00 F
Contribution à l'étude de la Faune de France. Systématique de la tribu des Scymnini (Coccinellidae), par J. M. Gourreau. 223 p., 1974.....	85,00 F
Les arbres et arbrisseaux acclimatés en région méditerranéenne française. Catalogue commenté, par P. Augé, P. Allemand, R. Hamès. 144 p., 1973.....	58,85 F
Colloque sur l'ovogenèse et la folliculogenèse, Nouzilly, 14-16 déc. 1972. 258 p., 1973.....	120,00 F
Protoplastes et fusion de cellules somatiques végétales, Versailles, 11-15 septembre 1972. Coédition I. N. R. A.-C. N. R. S. 549 p., 1973.....	160,50 F
Recherches acridiennes à Madagascar. 262 p., 1972.....	80,00 F
IV^e Conférence du groupe international d'étude des virus et des maladies à virus de la vigne, Colmar 16-18 juin 1970. 211 p., 1972.....	60,00 F
Lombriciens de France, Écologie et Systématique par M.-B. Bouché. 671 p., 1972.....	150,00 F
III^e Conférence du Groupe consultatif des Statisticiens forestiers, Jouy en Josas, 7-11 septembre 1970. 332 p., 1972.....	139,75 F
Symposium international sur le soufre en Agriculture. Versailles, 3-4 décembre 1970. 412 p., 1972.....	50,00 F
Organismes du Sol et production primaire — IV^e Colloquium pedobiologiae, Dijon 14-19 septembre 1970. 588 p., 1972.....	65,00 F
La lutte biologique en forêt, Pont-à-Mousson, 12-14 novembre 1969. 212 p., 1971.....	45,00 F
VIII^e Symposium européen sur les maladies à virus des arbres fruitiers. Bordeaux, 24-30 juin 1970. 560 p., 1971.....	65,00 F
Essai de programmation de la Recherche (Département agronomie) par D. Macquart, R. Gras, J. Mamy, L. Turc, J.-P. Defontaine. 70 p., 1971.....	30,00 F

Les demandes d'abonnements et les commandes doivent être adressées au Service des Publications de l'Institut national de la Recherche agronomique, route de Saint-Cyr, 78000 Versailles.
Règlement : par chèque bancaire à l'ordre du Régisseur des Publications de l'I. N. R. A., par virement postal à son compte courant : 9064-43 Paris, sans mentionner d'adresse, ou par bons U. N. E. S. C. O.
Les demandes peuvent être souscrites également par l'intermédiaire des libraires dans les conditions habituelles.
A Paris, bureau de vente : 11, rue Jean-Nicot.

TABLE DES MATIÈRES

R. CAUSSE. — Étude d'un rythme circadien du comportement de prénymphe chez <i>Ceratitis capitata</i> WIEDEMANN (Diptère Trypetidae)	475
R. CAUSSE. — Influence du sex-ratio sur le nombre d'accouplements dans une population de <i>Ceratitis capitata</i> WIEDEMANN (Diptère Trypetidae)	499
A. FERRAN, J.-P. LAFORGE. — Influence de la suppression de la phase sarcophage dans l'alimentation larvaire de <i>Phanerotoma flavitestacea</i> FISCHER (Hym. Braconidae) sur la morphologie et le potentiel de reproduction des adultes	503
S. GRENIER, G. BONNOT, B. DELOBEL. — Définition et mise au point de milieux artificiels pour l'élevage <i>in vitro</i> de <i>Phryxe caudata</i> ROND. (Diptera, Tachinidae). I. — Survie du parasitoïde sur milieux dont la composition est basée sur celle de l'hémolymphe de l'hôte	511
Danièle MARCHAL-SEGAULT. — Sensibilité des hyménoptères braconides <i>Apanteles glomeratus</i> et <i>Phanerotoma flavitestacea</i> au complexe spores-cristaux de <i>Bacillus thuringiensis</i> BERLINER	521
J.-P. AESCHLIMANN. — Biologie et comportement de <i>Chorinaeus funebris</i> GRAVENHORST (Hymenoptera : Ichneumonidae)	529
P. CARLE. — Mise en évidence d'une attraction secondaire d'origine sexuelle chez <i>Blastophagus destruens</i> WOLL. (Col. Scolytidae)	539
M. MIJUŠKOVIĆ. — Influence de l'âge et du degré d'épuisement des feuilles d'agrumes sur le développement de <i>Panonychus citri</i> MCGREGOR	551
J. HUIGNARD, J.-C. BIÉMONT. — Influence d'une augmentation de la température sur la capacité reproductrice des mâles chez la Bruche du Haricot (<i>Acanthoscelides obtectus</i> SAY, Coléoptère : Bruchidae)	561
<i>Notes.</i>	
S. BAILLIOT, P. TREHEN. — Variations de l'attractivité des pièges colorés de Moericke en fonction de la localisation spatio-temporelle de l'émergence, des comportements sexuels et des phases de dispersion de quelques espèces de diptères	575
S. POITOUT, R. CAYROL, R. CAUSSE, P. ANGLADE. — Déroulement du programme d'études sur les migrations de lépidoptères Noctuidae réalisé en montagne et principaux résultats acquis	585
<i>Chronique des livres</i>	589

Content, see at the end of the issue

Les Annales de Zoologie - Écologie animale figurent dans Current Contents